

# CONTRIBUTION À L'ÉTUDE CARYO-TAXINOMIQUE DES STERCULIACÉES

(avec les planches I à V)

par

J. POTY et J.-L. HAMEL

---

Les Sterculiacées forment une famille ancienne, connue depuis le crétacé inférieur et groupant une cinquantaine de genres et environ mille espèces, presque exclusivement intertropicales. Elle ne compte, mises à part les Lasiopétalées, que de très rares représentants dépassant les limites des Tropiques. Cependant il est remarquable de constater qu'à l'exception de quelques herbes, aucune espèce ne se trouve en même temps sur la partie orientale et la partie occidentale du globe.

Du point de vue de la caryologie, elle est encore peu connue, sauf pour les genres *Ayenia* et *Cola* qui ont fait l'objet de monographies récentes. C'est pourquoi, il a paru intéressant d'apporter quelques résultats nouveaux en ce domaine et de les utiliser avec ceux précédemment acquis pour ébaucher un schéma évolutif, utile peut-être comme hypothèse de travail pour des recherches ultérieures.

Les Sterculiacées sont des arbres et des arbustes, mais elles peuvent être des plantes herbacées et parfois des lianes. Elles ont des feuilles alternes et stipulées, entières, parfois lobées ou digitées. Leurs fleurs sont hermaphrodites ou unisexuées par avortement. Leurs étamines, disposées en deux cycles, sont soudées en un tube ou groupées en faisceaux distincts. En général un des deux cycles est staminodial. Elles sont souvent portées ainsi que les carpelles, habituellement au nombre de 5, sur une sorte de disque, ou colonne, dit androgynophore.

Les fruits sont des capsules loculicides (Dombéyées), parfois ailées (*Mansonia*) ou des baies (*Theobroma*). Ils contiennent une ou plusieurs graines par loge. Ces graines ont quelquefois plus de deux cotylédons. Elles sont albuminées ou exalbuminées. Certaines sont ailées ou arillées.

\*  
\* \*

La position systématique des Sterculiacées semble avoir suscité de nombreux problèmes aux différents auteurs qui s'y sont intéressés. Certains en font une famille autonome, comme le rappelle BODARD (1962), VENTENAT (1790), LINDLEY (1847), WARMING (1890), tandis que d'autres, comme DE JUSSIEU (1789), les rattachent aux Malvacées. Enfin il arrive qu'on les considère comme une simple tribu dépendant des Byttneriacées (DE CANDOLLE (1824). En 1890 (publié en 1895) K. SCHUMANN dans « Die natürlichen Pflanzenfamilien » sépare les Malvacées des Sterculiacées, mais il les place dans l'ordre des Malvales. Celui-ci groupe, en effet, quatre familles principales formant un ensemble assez homogène : les Sterculiacées, les Malvacées, les Bombacacées, et les Tiliacées. A cet ensemble il adjoint les Elaeocarpacees et avec certaines doutes, les Chlamacées, Scytopétalacées et Gonystylacées, TAKHTAJAN, en 1959, a une opinion fort voisine, puisqu'il garde ces familles dans l'ordre des Malvales,

à l'exception des Gonystylacées qu'il range chez les Thyméléales, des Chlamacées dont il ne parle pas ailleurs.

Mais HUTCHINSON rassemble les Tiliacées, les Bombaccacées et les Sterculiacées dans l'ordre des Tiliales alors qu'il limite les Malvales aux seules Malvacées, qui lui paraissent être plus évoluées que les familles précédentes.

K. SCHUMANN (loc. cit.) estime nécessaire de subdiviser cette famille en huit sous-familles :

1. Eriolaenées;
2. Frémontiées;
3. Dombeyées;
4. Hermannées;
5. Büttnerées : comprenant deux tribus :
  - a. Büttnerinées;
  - b. Théobrominées;
6. Lasiopétalées;
7. Hélicitérés;
8. Sterculiées.

MELCHIOR (1964), dans la douzième édition du « *Syllabus der Pflanzenfamilien* » adjoint à ces huit sous-familles deux autres : l'une, les Helmiopsidées, rassemble trois genres malgaches et s'intercale entre les Hermannées et les Büttnerées (nom plus ancien que celui de Büttnerées); la seconde, les Mansonées, groupe quatre genres parmi lesquels il convient de citer *Mansonia* et *Triplochiton*, tous caractérisés par la présence d'un androgynophore développé comme chez les Hélicitérés. Il retire également de cette sous-famille le genre *Pterospermum*, dont l'androgynophore est réduit et le place parmi les Dombeyées. C'est cette classification que nous utiliserons dans les diverses parties de ce travail.

RAO (1949-1953), après des recherches sur l'embryologie et la palynologie de cette famille, propose de classer les sous-familles dans un ordre différent : Sterculiées, Bombeyées, Byttnerées, Hélicitérés, Hermannées.

GAZET DU CHATELIER, après une minutieuse étude de l'appareil floral, ne reconnaît que deux sous-familles chez les Sterculiacées : la première, les Theobromoidées, est caractérisée par des fleurs ayant de vrais pétales ou n'en ayant pas et peut être divisée en quatre tribus, d'après la présence ou l'absence d'un androgynophore, d'après le fruit ou d'après la présence ou l'absence de staminodes : ce sont les Sterculiées, les Frémontiées, les Byttnerées et les Lasiopétalées. La seconde, les Eriolaenoidées, sont remarquables par leurs fleurs pseudopétalées (la corolle est en fait d'origine staminale) et groupe encore quatre tribus distinctes par la présence ou l'absence d'un androgynophore, par la présence ou l'absence de staminodes et par le nombre des étamines : Eriolaenées, Hélicitérés (y compris les Mansonées) Dombeyées (où le genre *Pterospermum* reste inclus), Hermannées. C'est le système que propose EMBERGER dans son « *Traité de botanique systématique* » parce que, cette division dit-il « concorde non seulement avec des différences de structure florale, mais encore avec des structures foliaires et une origine de la gomme différente ». Cet auteur estime, par ailleurs, que les familles des Sterculiacées, des Tiliacées, des Malvacées et des Bombacacées sont si étroitement unies, qu'elles pourraient être fusionnées en une seule. Signalons enfin que EDLIN (1935-1936) propose de limiter aux seules Sterculiées la famille des Sterculiacées *sensu stricto* et de grouper toutes les autres sous-familles dans la famille des Byttneriacées, mais cette conception ne semble pas avoir retenu l'attention des systématiciens.

Les travaux caryologiques se rapportant aux Sterculiacées ont trait surtout à des dénombrements chromosomiques. Nous les présenterons dans un tableau et nous les utiliserons avec les nôtres pour essayer de définir la famille d'après des critères caryotaxinomiques.

Cependant à côté de ces dénombrements chromosomiques il existe quelques études portant sur la structure nucléaire et la mitose.

GAZET DU CHATELIER, en 1936, décrit la cinèse somatique de diverses Sterculiacées et du *Sterculia platanifolia* en particulier. Il conclut que ces plantes ont une structure absolument homogène du « corps achromatique » ou euchylème et possèdent des corpuscules chromophiles (euchromocentres) situés à la périphérie de celui-ci. M<sup>lle</sup> DELAY (1946-1948) reprend, après une étude du *Theobroma cacao*, ce point de vue, pourtant critiqué dès 1939 par M<sup>lle</sup> DOUTRELIGNE, puis en 1946 par FAVARGER dans son étude des Malvales. Elle range de tels noyaux dans ce qu'elle appelle des noyaux aréticulés à euchromocentres, c'est-à-dire caractérisés par « l'absence de réseau d'origine chromonématique, la chromatine n'y étant représentée, durant l'interphase, que par des chromocentres granuleux ». Toutes ont également des chromosomes courts selon la définition qu'elle en donne, puisqu'ils mesurent entre 2 et 3,5  $\mu$ .

BODARD (1962) étudie, dans sa thèse, « la systématique du genre *Cola* en Afrique occidentale », et pour comparaison quelques espèces de Sterculiacées voisines. Il observe pour l'ensemble une structure semi-réticulée à chromocentres; chez certaines espèces, il peut exister des chromocentres « multiples ». Il constate une certaine similitude nucléaire entre ces plantes et « certaines Tiliacées et *Spermannia africana* ».

## RECHERCHES PERSONNELLES

### MATÉRIEL ET TECHNIQUE

Le matériel ayant servi à notre étude a été récolté dans les serres du Muséum. Il s'agit de méristèmes radiculaires, qui ont été fixés dans le liquide de NAVASHIN-KARPECHENKO ou le mélange de HELLY. Voici la liste des espèces examinées.

Espèces	Origine géographique
<b>DOMBÉYÉES :</b>	
<i>Dombeya natalensis</i> Sond.	Afrique australe.
<i>Dombeya dregeana</i> Sond.	Afrique australe.
<i>Pterospermum acerifolium</i> Willd.	Asie : Inde-Java.
<i>Pterospermum suberifolium</i> Lam.	Asie : Inde.
<b>HERMANNIÉES :</b>	
<i>Hermannia candicans</i> Ait.	Afrique australe.
<i>Melochia hirsuta</i> Turcz.	Pérou.
<b>BYTTNÉRIÉES :</b>	
Tribu des Byttnériées :	
<i>Rulingia parviflora</i> Endl.	Australie.
<b>STERCULIÉES :</b>	
<i>Sterculia discolor</i> F. Muell.	Australie.
<i>Sterculia lurida</i> F. Muell.	Australie.
<i>Cola acuminata</i> Schott. et Endl.	Afrique.
<i>Cola heterophylla</i> Schott et Endl. (= <i>C. reticulata</i> A. Chev. d'après Bodard).	Afrique.

Espèces	Origine géographique
<i>Cola nitida</i> (Vent.) A. Chev.	Afrique.
<i>Cola verticillata</i> (Thonn) Stapf.	Afrique.
<i>Brachychiton discolor</i> F. Muell.	Australie.
<i>Brachychiton acerifolium</i> F. Muell.	Australie.
<i>Heritiera littoralis</i> (Dryand.) in Ait.	Australie.

Nous avons suivi les méthodes habituelles de déshydratation puis d'inclusion dans la paraffine. Nous avons dû cependant, pour l'étude de certaines racines très ligneuses, procéder à un passage du xylol dans le bain de paraffine par l'intermédiaire d'un mélange xylol-paraffine. Nous laissons alors le matériel pendant vingt-quatre heures dans ce mélange, puis pendant quarante-huit heures environ dans le bain de paraffine à l'étuve. Cela nous a permis d'obtenir la meilleure imprégnation possible sans laquelle nous ne pouvions exécuter de bonnes coupes. Ces dernières ont été faites à 6,6  $\mu$ .

Pour les colorations nous avons employé la méthode de FEULGEN qui a permis de décrire les noyaux et les processus mitotiques. Conjointement nous avons adopté, pour l'observation des nucléoles, un passage pendant 20 secondes dans le vert lumière.

## DESCRIPTION DES PHÉNOMÈNES CARYOLOGIQUES

Le seul type nucléaire rencontré chez les Sterculiacées est caractérisé par la présence de fins tractus, plus ou moins visibles, dans la caryolymphe, formant un pseudo-réticulum caractéristique de la structure semi-réticulée.

Pour la clarté de l'exposé de nos observations caryologiques nous suivons l'ordre des stades proposés par l'un de nous (1953). Ces stades sont ainsi répartis :

### 1<sup>o</sup> STADES CHROMOSOMIQUES.

Ce sont la *métaphase* et l'*anaphase*. A ces moments, la membrane nucléaire et les nucléoles sont invisibles, les chromosomes sont observables, ainsi que le fuseau achromatique.

### 2<sup>o</sup> STADES NUCLÉAIRES.

Ce sont les stades *télophasique*, *interphasique* et *prophasique*, étroitement liés les uns aux autres et ne pouvant se comprendre qu'à travers les transformations subies par les chromosomes pour devenir les éléments chromatiques figurés du noyau, qui s'agencent à leur tour pour reconstituer de nouveaux chromosomes; cette évolution s'effectue à l'intérieur d'une caryolymphe, l'enchylème, limitée par une membrane nucléaire toujours visible en présence d'un ou plusieurs nucléoles réapparus en même temps qu'elle.

Étant donné l'homogénéité de la structure nucléaire de la famille nous ferons une étude comparée de chaque stade dans les espèces que nous avons étudiées, en respectant toutefois la classification de MELCHIOR.

Cependant nous ne décrivons que le noyau quiescent chez la *Melochia hirsuta* et chez la *Rulingia parviflora*, la seule espèce qu'il nous a été possible d'étudier dans la tribu des Byttneriées; leurs méristèmes radicaux, au repos, ne présentaient aucune des phases du cycle mitotique.

## 1. Les stades chromosomiques.

### A. LA MÉTAPHASE.

Les plaques métaphasiques ne se présentent pas toujours de la même manière selon le tissu dans lequel on les observe. Lorsqu'il s'agit des cellules de l'écorce, souvent aplatis suivant un axe dirigé vers le centre de la racine, elles paraissent elliptiques,

allongées suivant cet axe, inversement dans les cellules plus régulières et plus petites du cylindre central les chromosomes métaphasiques sont moins étalés et occupent une surface sensiblement circulaire.

Nous avons constaté que le diamètre des images métaphasiques était légèrement variable au sein d'une même espèce et pour l'ensemble de la famille. Ainsi chez les Dombeyées ce diamètre oscillait entre 9 et 10  $\mu$ . Chez les Hermannées il était de 7 à 8  $\mu$ . Pour les Hélicterées, suivant l'axe considéré, il mesurait 8 ou 10  $\mu$ . Les métaphases des *Sterculia* avaient un diamètre égal à 8  $\mu$ ; chez les *Cola* il atteignait 10  $\mu$ , tandis que chez les *Brachychiton* il était compris entre 6 et 12  $\mu$  et que chez les *Heritiera* il dépassait habituellement 7  $\mu$ .

## I. LES DOMBEYÉES

1° *Le genre Dombeya* : nous avons étudié deux espèces.

Les plaques équatoriales du *D. dregeana*, observées dans les cellules du cylindre central et parfois dans le parenchyme cortical, ont permis de compter 54 chromosomes répartis régulièrement sur un même plan. Ces chromosomes sont assez serrés les uns contre les autres et ont des formes assez peu variées. Cependant dans les plaques métaphasiques les plus lisibles nous distinguons trois paires de chromosomes en « V » sensiblement isobrachiiaux, une paire en « U » et de nombreuses autres arquées; quelques chromosomes sont en bâtonnet et mesurent 1,2  $\mu$ , ce sont les plus courts. Les plus longs, en forme de « V », mesurent environ 1,5  $\mu$ . L'épaisseur moyenne de tous ces chromosomes est de 0,3  $\mu$  (Pl. II, fig. 4).

Chez le *Dombeya natalensis*, nous avons également compté 54 chromosomes dont la longueur est de 0,8  $\mu$  pour les plus petits et de 1,6  $\mu$  pour les plus longs. L'épaisseur est d'environ 0,3  $\mu$ . Ces chromosomes ont une forme moins variée que les précédents. Ils sont en bâtonnet, généralement arqués. Quelques-uns se présentent en « V » très largement évasés (Pl. II, fig. 5).

2. *Le genre Pterospermum* : les *P. suberifolium* et *P. acerifolium* ont seuls pu être étudiés.

Il nous faut signaler ici que les cellules de la zone corticale de ces espèces sont envahies sur plusieurs assises par des sécrétions gommeuses. Les plus belles figures métaphasiques observables se trouvaient précisément noyées dans ces gommages.

Nous avons cependant pu compter 38 chromosomes. Les plaques équatoriales qu'ils forment, le plus souvent elliptiques, présentent leur grand axe dirigé vers l'intérieur de la racine.

Une douzaine de ces chromosomes se présentent en « V » généralement assez ouverts avec des bras égaux ou inégaux. Les autres sont des bâtonnets, plus ou moins arqués et plus ou moins longs.

Leur longueur oscille entre 1  $\mu$  et 2,5  $\mu$  et leur épaisseur est de 0,3  $\mu$ . Cependant la plupart d'entre eux sont plus épais à leur extrémité que dans la région du centromère, ce qui nous amène à supposer que cet élargissement est dû à un début de clivage (Pl. III, fig. 1 et 2).

## II. LES HERMANNIÉES

*Le genre Hermannia* : seul le *Hermannia candicans* a été observé.

Les plaques métaphasiques les plus belles de cette espèce se trouvaient situées dans les grandes cellules de la zone corticale du méristème radulaire. Nous y avons compté 12 chromosomes de taille relativement importante, variant de 2,8 à 3,2  $\mu$  et parfois même un peu plus. Leur épaisseur est égale à 0,4  $\mu$ . Ces chromosomes apparaissent déjà très nettement clivés à leur extrémité surtout. Étant donné leur nombre peu élevé et leurs dimensions il nous a été possible de les appairer.

En effet il existe 5 paires de chromosomes de longueur équivalente et égale à  $3,2 \mu$  en moyenne.

Les chromosomes de la première paire « *a, a* » ont une forme de « V » évasé, jamais parfaitement isobrachiés. Ceux de la paire « *b, b* » sont toujours hétéobrachiés, avec un aspect de crochet. La paire « *c, c* » est composée de deux chromosomes en « U », mais, suivant les plaques observées, tantôt très fermé, tantôt beaucoup plus ouvert. Les chromosomes « *d, d* » sont des bâtonnets souples, incurvés. La paire « *e, e* » est constituée par des chromosomes en « V » très ouvert. Enfin les chromosomes de la sixième paire, « *f, f* » ne mesurent que  $2,8 \mu$ ; ce sont des bâtonnets généralement droits (Pl. II, fig. 6*a* et 6*b*).

### III. LES STERCULIÉES

1. *Le genre Sterculia* : nous avons pu examiner deux espèces, *S. lurida* (Pl. III, fig. 3) et *S. discolor* (Pl. III, fig. 4).

Il ne paraît pas exister de différences sensibles entre les métaphases de ces deux espèces.

Dans les deux cas nous avons compté 40 chromosomes, très fortement Feulgen-positifs. Ils se disposent presque toujours parfaitement dans un même plan pour former de très belles plaques équatoriales. Le diamètre de celles-ci varie suivant les tissus dans lesquels on les observe. Il est en moyenne de  $8 \mu$ . Les plaques les mieux lisibles se trouvent toujours situées dans la zone corticale. La taille des chromosomes varie beaucoup plus que leur forme. Les plus courts peuvent mesurer  $0,8 \mu$ , tandis que les plus longs atteignent  $1,5 \mu$ . Leur épaisseur est de l'ordre de  $0,3 \mu$ . Sur certaines plaques ces chromosomes ont l'aspect de bâtonnets renflés à une extrémité, ce qui indique l'amorce d'un clivage; parfois même ils sont clivés sur une bonne partie de leur longueur.

Chez le *S. discolor* la place des centromères est souvent visible à la pointe du « V » des chromosomes plus ou moins isobrachiés. Pour les deux espèces on observe de nombreux chromosomes en bâtonnet; à côté de ces derniers on distingue plusieurs paires de chromosomes en « V ». En général chez le *S. lurida* ces chromosomes en « V » sont isobrachiés. On voit également quelques paires de chromosomes hétéobrachiés, recourbés en crochet à l'une de leurs extrémités.

Il est remarquable de constater que chez ces deux *Sterculia* il est possible de grouper la plupart des chromosomes par paires bien distinctes, quelle que soit leur forme. Pourtant, en raison de la variabilité de ces formes et du nombre élevé des chromosomes, il paraît hasardeux d'établir pour elle un caryogramme.

2. *Le genre Cola* : nous avons observé les métaphases des quatre espèces suivantes : *C. verticillata* (Pl. III, fig. 5), *C. heterophylla* (Pl. III, fig. 6), *C. acuminata* (Pl. IV, fig. 1) et *C. nitida* (Pl. IV, fig. 2).

Pour chacune d'elles nous avons dénombré 40 chromosomes.

Chez le *C. verticillata*, la rareté des métaphases situées dans un seul plan et le clivage presque général des chromosomes suggèrent que cette phase doit être courte. Pourtant dans les cellules corticales il est possible de bien distinguer tous les chromosomes, sensiblement épais de  $0,5 \mu$ . Seize d'entre eux, mesurant ou dépassant légèrement  $2 \mu$  sont isobrachiés et dessinent des « V », deux autres, de même longueur ( $2 \mu$ ), hétéobrachiés, ont un aspect de crochet. Deux se remarquent encore par leur forme en « U » et parce qu'ils sont les plus grands atteignant  $2,7 \mu$ . Les dix-huit autres sont droits ou arqués et de tailles différentes.

Les chromosomes du *C. heterophylla* sont dans l'ensemble plus minces ( $0,3 \mu$ ) et moins longs que ceux du *C. verticillata*, puisque les plus petits mesurent  $1 \mu$  et que les plus grands n'atteignent pas  $2 \mu$ . Une douzaine de chromosomes sont en « V ».

quatre autres ont un aspect de crochet, ou plutôt de virgule. On remarque aussi assez souvent la présence d'un chromosome en « V » qu'il n'a jamais été possible d'apparier.

La majorité des chromosomes, dans les *C. nitida* et *C. acuminata* sont en bâtonnets plus ou moins incurvés ou recourbés en crochet. Leur épaisseur atteint  $0,4 \mu$  et leur longueur moyenne est égale à  $2 \mu$ . Ils sont souvent presque tous clivés.

3. *Le genre Brachychiton* : chez les *Brachychiton acerifolium* et *B. discolor*, nous avons également dénombré 40 chromosomes. Dans les cellules corticales les plus superficielles du *B. acerifolium* les chromosomes ont une longueur variant entre  $1,5 \mu$  à  $2 \mu$  et une épaisseur moyenne de  $0,3 \mu$ . Ils sont allongés et flexueux, l'extrémité de certains d'entre eux est déjà clivée ou plus fréquemment épaissie. Leur forme paraît être assez variable, si bien qu'il est impossible de les apparier de façon certaine.

Les plaques équatoriales, lorsqu'elles sont dans des cellules ovales, sont très allongées. Elles ont alors un grand axe égal à  $12 \mu$  et un petit axe de  $6 \mu$  (Pl. IV, fig. 4).

Les métaphases du *B. discolor* montrent des chromosomes se chevauchant souvent. Ils ont la même épaisseur que ceux du *B. acerifolium*, mais ils sont un peu plus courts. En effet ils mesurent au maximum  $1,8 \mu$ .

Leur forme est assez variée. Il est possible de reconnaître une dizaine d'entre eux parce qu'ils sont en « V » plus ou moins isobrachiaux ou en accent circonflexe. Les autres sont représentés par des bâtonnets incurvés (Pl. IV, fig. 5).

4. *Le genre Heritiera* : la seule espèce étudiée, le *Heritiera littoralis* présente des cellules corticales encombrées de gommes ou de tannins, ce qui rend difficile la lecture de nombreuses plaques. Les plus lisibles de celles-ci s'observent dans les assises les plus profondes du parenchyme cortical. Leur diamètre, environ  $7,5 \mu$ , est équivalent à celui des noyaux interphasiques (Pl. IV, fig. 3). Les 40 chromosomes souvent serrés les uns contre les autres, dont la longueur oscille entre  $1 \mu$  et un peu plus de  $2 \mu$ , restent souvent groupés par paires. Leur épaisseur, à peu près constante, est d'environ  $0,3 \mu$ . On peut reconnaître seize chromosomes se présentant en « V » ouvert, à la pointe duquel le centromère est souvent visible; leurs bras ne sont jamais tout à fait égaux. Couramment longs de  $1$  à  $2 \mu$ , ces seize chromosomes se trouvent toujours situés à la périphérie de la plaque. Les vingt-quatre autres ont l'aspect de bâtonnets souvent recourbés.

## B. L'ANAPHASE.

Chez les diverses Sterculiacées étudiées ici, l'anaphase se déroule de façon presque identique. On remarque cependant que, suivant les espèces, les chromosomes-fils restent en masses plus ou moins compactes. C'est pourquoi il nous paraît suffisant de décrire ce stade chez le *Dombeya dregeana* et de noter seulement pour les autres plantes les différences intéressantes.

Les chromosomes métaphasiques du *D. dregeana* se scindent en deux masses équivalentes de chromosomes-fils qui gagnent les deux pôles en suivant le fuseau. Comme l'ascension polaire de chaque chromosome est sous la dépendance du centromère, c'est celui-ci qui amorce le mouvement : il semble traîner derrière lui les bras des chromosomes alors qu'au moment de la métaphase, en vue latérale, il paraissait en retard sur eux.

Les chromosomes anaphasiques forment un ensemble compact dans lequel il est impossible de les individualiser. En vue polaire ils ont une section arrondie. A la fin de cette phase, les chromosomes se disposent en arc de cercle, sur plusieurs plans, autour de pôle. Ils subissent alors une contraction et forment une masse où l'on ne peut observer aucune structure.

Le déroulement de l'anaphase chez les *D. natalensis* est identique au précédent. Chez les *Pterospermum suberifolium* et *P. acerifolium*, les chromosomes forment

deux amas chromatiques d'où sortent vers le plan équatorial quelques-uns de leurs bras les plus longs.

L'anaphase observée chez le *Hermannia candidans* fournit des images plus lisibles; car les masses chromatiques sont relativement peu épaisses et peu larges. On distingue encore à ce stade les chromosomes-fils dont la pointe des « V », où se trouve le centromère, est orientée vers les pôles.

L'anaphase ne présente rien de particulier chez les *Sterculia discolor* et *S. lurida*, comme chez le *Heritiera littoralis*, tandis que chez les diverses espèces de *Cola*, chez le *C. verticillata* en particulier, deux ou trois chromosomes semblent être en avance sur les autres. Les chromosomes, quoique épais, ne sont pas tassés les uns contre les autres et il est encore possible de distinguer certains d'entre eux, dans les deux amas chromatiques qu'ils vont former aux pôles. Ici encore les bras des chromosomes les plus longs se détachent bien en arrière de la masse chromatique.

Au contraire, chez le *Brachychiton acerifolium*, il semble parfois que certains chromosomes prennent un peu de retard sur les autres et restent légèrement en arrière. Mais cela provient peut-être, comme dans le cas inverse du *C. verticillata*, de ce que les chromosomes ont été entraînés par le rasoir au moment où les coupes ont été effectuées et ce phénomène de retard ou d'avance pris par certains chromosomes ne semble pas devoir spécialement retenir notre attention.

Nous avons finalement aux pôles des chromosomes assez séparés les uns des autres, mais empâtés et sans forme propre. En coupe transversale à ce moment leur section paraît être arrondie.

Chez le *B. discolor* nous n'avons observé rien de comparable.

## II. Les stades nucléaires.

### A. LA TÉLOPHASE.

Cette phase, souvent difficile à suivre en raison de la petite taille des images, paraît se dérouler de façon à peu près identique chez toutes les espèces étudiées.

Ainsi chez le *Dombeya dregeana*, par exemple, les chromosomes commencent à se despiraliser sauf en quelques points. On a bientôt dans une caryolymphe légèrement teintée en rose pâle, des chromocentres plus ou moins volumineux et en assez grand nombre. Ils se trouvent surtout situés en périphérie contre la membrane nucléaire qui s'est formée au moment où les chromosomes débutaient leur despiralisation. Un ou plusieurs volumineux nucléoles apparaissent au même moment et partagent avec les chromosomes un espace nucléaire encore assez exigu. Le noyau augmente de volume peu à peu et tend à s'arrondir.

Par contre chez les *Pterospermum*, nous avons eu quelque peine à suivre l'évolution des chromosomes, ayant en effet, sur nos coupes, surtout des débuts de télophases. À ce moment les chromosomes se disposent de telle manière, semble-t-il, que la place présumée du centromère se trouve vers l'extérieur, à l'endroit où apparaît la membrane nucléaire. Les bras des chromosomes flottent vers l'intérieur dans un enchylème dense. Les chromosomes s'estompent du fait de leur despiralisation. Seuls quelques points privilégiés, situés surtout à la périphérie de l'ensemble, restent bien colorés. Un nucléole habituellement, parfois plusieurs, réapparaissent.

Les *Hermannia* présentent des images plus claires en raison du faible nombre des chromosomes, à chaque pôle, les douze chromosomes se déchromatinisent et s'allongent. Ils se trouvent encore groupés, symétriquement, par rapport à l'ancien plan équatorial. Autour des deux noyaux-fils la membrane réapparaît. Au même moment le nucléole se forme au centre en repoussant les chromosomes qui se répartissent sur le pourtour du noyau. Petit à petit ce dernier augmente de volume. En même temps les chromosomes pâlisent et deviennent plus grêles. Ils prennent l'apparence de filaments flexueux partant d'épaississements chromatiques. Cet aspect est dû à la despi-

ralisation des chromonèmes. Ceux-ci restent d'abord accolés puis se séparent l'un de l'autre, tout en continuant à se dérouler dans l'enchylème. On s'explique alors pourquoi ce dernier paraît de plus en plus rosé. Les épaisissements chromatiques subsistent et correspondent aux portions des chromosomes qui ne sont pas atteintes par la despiralisation.

Chez les *Sterculia*, les chromosomes s'écartent les uns des autres et leurs extrémités se déchromatinisent. Bientôt il ne reste plus qu'une vingtaine de chromocentres et quelques filaments épais dans l'enchylème. En général il apparaît un nucléole, mais parfois il y en a deux ou trois. Au même moment la membrane nucléaire redevient visible et les chromocentres prennent leur place à la périphérie du noyau-fils. Ce dernier est encore de petite dimension. Il est aplati suivant un axe parallèle à l'ancien plan équatorial. Son volume augmente alors rapidement.

Chez le *S. discolor* les chromocentres semblent moins volumineux que ceux du *S. lurida*.

Les télophases des divers *Cola*, des deux *Brachychiton*, comme du *Hermannia littoralis*, ressemblent à celles des *Sterculia*. Elles aboutissent à la formation de gros chromocentres situés à la périphérie des noyaux-fils, prolongés par des fins tractus chromatiques.

## B. L'INTERPHASE.

Le noyau interphasique du *Dombeya dregeana* (Pl. I, fig. 1a) mesure à ce stade, dans la région corticale, 9  $\mu$  de diamètre. Il présente en son centre un gros nucléole, parfois deux, ayant en moyenne 3,5  $\mu$  de diamètre. Dans ce nucléole, il existe parfois un ou deux cristaux visibles dans les méristèmes radiculaires fixés par le liquide de Nawashin; ils semblent plus apparents après fixation par le liquide de Helly. Cette observation pourrait être en faveur d'un artefact de fixation. L'ensemble du caryoplasme est rose pâle après coloration par la méthode de Feulgen. Entourant la zone claire, une zone périphérique, limitée par la membrane nucléaire, contient de nombreux chromocentres dont les plus gros peuvent atteindre 0,2  $\mu$ . Il est difficile d'apprécier leur nombre étant donné qu'ils se trouvent situés dans plusieurs plans. A partir d'eux, on peut discerner, très fins et courts, quelques filaments chromatiques, représentant sans doute l'amorce d'un pseudo-réticulum.

Chez le *D. natalensis* les noyaux paraissent moins chromatiques, car les chromocentres sont moins gros et peut-être un peu moins nombreux.

N'ayant pas pu mettre en évidence de différence notable entre les deux espèces du genre *Pterospermum* à ce stade, nous prendrons pour type le *P. acerifolium*. Le noyau interphasique de la région méristématique est grossièrement sphérique, son diamètre mesure environ 8  $\mu$ . Il possède un nucléole légèrement excentrique de diamètre égal à 2,5  $\mu$ . Une vingtaine de chromocentres sont disposés autour de lui. Les plus volumineux sont naturellement situés contre la membrane nucléaire. Des filaments s'en détachent et s'estompent rapidement. Nous distinguons, épars dans l'enchylème, qui reste très clair, quelques fins tractus s'entrecroisant parfois.

Nous avons ici encore un noyau semi-réticulé (Pl. II, fig. 1a).

Le *Hermannia candicans* présente en interphase des noyaux à peu près sphériques. Leur diamètre mesure environ 8  $\mu$ . L'enchylème redevient très pâle. En effet, les chromosomes se sont en grande partie complètement déroulés pendant la télophase mais depuis le noyau a considérablement augmenté de volume. Les parties despiralées des chromosomes n'apparaissent plus que sous la forme de quelques fins tractus noyés dans une masse importante de suc nucléaire, attachés semble-t-il aux chromosomes. Ils forment en tout cas un pseudo-réseau difficile à distinguer.

Les chromocentres, toujours plus nombreux que les chromosomes, se trouvent à la périphérie d'un volumineux nucléole central, mesurant 3  $\mu$  de diamètre, qu'entoure

la zone claire résultant de la fixation. La taille des chromocentres est difficile à apprécier, elle est de l'ordre de 0,1 à 0,2  $\mu$ . Les plus volumineux se trouvent répartis à la périphérie du noyau contre la membrane.

Ces observations nous permettent de dire que nous sommes en présence d'une structure semi-réticulée à chromocentres.

Ce noyau est moins chromatique que celui rencontré chez les *Dombeya*. Cela paraît normal, car nous avons ici quatre fois moins de chromosomes pour un volume nucléaire à peu près équivalent. En tenant compte du fait que les chromosomes, dans ce dernier cas, sont plus épais et plus longs, nous pensons que la masse totale de chromatine est inférieure à celle existant chez les *Dombeya*.

Pour le genre *Sterculia*, le *S. lurida* nous servira de type (Pl. I, fig. 3a). Généralement d'un diamètre égal à 8  $\mu$  le noyau a une forme sphérique. Il contient environ une vingtaine de chromocentres dont la plupart sont situés à la périphérie. Ils sont assez volumineux, ils ont environ 0,3 à 0,4  $\mu$ . Il y en a un ou deux plus gros qui peuvent mesurer jusqu'à 0,6  $\mu$ . Ils sont placés contre le ou les nucléoles. En effet, quand les noyaux des cellules sont plus ou moins ovales ou très aplatis latéralement, nous constatons en général la présence de plusieurs nucléoles. C'est le cas en télophase ou bien dans les cellules fusiformes du cylindre central, observées dans les coupes longitudinales. Or le nucléole est toujours parfaitement sphérique. Il semble alors qu'il ne trouve pas un espace suffisant pour se placer même à l'endroit le plus large du noyau. Il doit pour garder sa forme sphérique se fractionner en deux ou trois petits nucléoles qui se placent les uns à la suite des autres. Des trabécules rosés relient plus ou moins visiblement quelques chromocentres et forment un réseau très imparfait dans un enchylème clair. C'est donc ici encore une structure semi-réticulée.

Chez le *S. discolor* les chromocentres sont arrondis et ne s'aplatissent pas contre la membrane nucléaire. La majorité des noyaux possèdent un seul nucléole contenant parfois une petite vacuole dont il serait intéressant de déterminer l'origine. Le noyau mesure environ 6 ou 7  $\mu$  de diamètre.

L'étude du *Cola verticillata* (Pl. II, fig. 3) pris comme type, sera plus détaillée. C'est essentiellement à ce stade qu'il existe quelques différences avec l'aspect présenté par le noyau des *Sterculia*. Ici, il a un diamètre égal à 8  $\mu$ . Celui du nucléole est égal à 3  $\mu$ . Parfois il y a deux ou trois nucléoles plus petits. Leur structure est en général homogène; mais souvent ils contiennent un ou plusieurs corps réfringents plus ou moins importants. Chaque nucléole est entouré d'une petite zone de caryoplasme clair, ne contenant pas de chromocentres. Nous comptons un peu plus d'une vingtaine de ces chromocentres, plus gros dans l'ensemble que ceux des *Sterculia*. Ils se trouvent surtout vers la périphérie du noyau. Les plus petits mesurent 0,3  $\mu$ . On en distingue un ou deux empâtés, mesurant environ 1  $\mu$  et autour desquels se condensent quelques mailles du pseudo-réseau. Ce dernier est plus apparent que ne l'était celui du *Sterculia lurida*. Il semblerait que nous ayons ici un ou deux chromocentres collectifs contribuant à regrouper les filaments du réseau chez cette forme semi-réticulée. Cette structure se retrouve chez le *C. nitida*.

Les noyaux interphasiques du *Cola acuminata* présentent de volumineux chromocentres à contour net. La pseudo-réticulum est très peu apparent.

Le *C. heterophylla* présente en interphase une structure généralement similaire de celle de l'espèce précédente. Cependant les chromocentres ont des contours beaucoup plus nets et sont un peu plus petits. L'enchylème est moins rosé, les parties visibles du réseau sont plus fines et grisâtres.

Il convient de noter chez cette espèce l'existence, à côté des noyaux que nous venons de décrire, d'autres noyaux dont l'aspect paraît être un peu différent; le réticulum est plus régulier et les chromocentres sont plus arrondis et moins chromatiques. Ces noyaux sont en majorité situés dans la zone corticale externe. Leur évolution nu-

déaire semble aboutir à la formation de métaphases empâtées et rarement lisibles. Nous en avons cependant observé une particulièrement belle (Photo : 6b) : Les chromosomes sont beaucoup plus grêles et très courts. Cependant ils sont au nombre de 40 et leur forme très nette est assimilable à celle des chromosomes que nous avons décrits plus haut. Nous n'avons, malheureusement, pu expliquer ce phénomène de façon satisfaisante.

Chez les *Brachychiton* les noyaux interphasiques sont généralement sphériques. Leur diamètre est égal à  $8 \mu$ . Une vingtaine de chromocentres se répartissent tout autour de la zone claire et plus particulièrement contre la membrane. Ils mesurent en moyenne  $0,2 \mu$  de diamètre. Un ou deux sont légèrement plus épais, sans être empâtés, ils mesurent entre  $0,4$  et  $0,5 \mu$ . Quelques tractus chromatiques s'observent baignant dans la caryolymphe mais ils sont plus visibles à mesure que l'on évolue vers le prophase (Pl. II, fig. 2). Il y a presque toujours un seul nucléole mesurant  $3 \mu$  de diamètre, parfois il y en a deux. Ils ont une structure hétérogène; en effet chacun d'eux semble posséder un ou plusieurs petits cristaux très réfringents.

Chez le *Heritiera littoralis* (Pl. I, fig. 5) : le diamètre nucléaire est généralement égal à  $7 \mu$  si bien que le noyau, par comparaison avec celui des Sterculiées précédemment décrites, paraît moins chromatique. Les chromocentres sont plus petits. Les plus gros atteignent au maximum  $0,2$  ou  $0,3 \mu$ . Il est impossible de les dénombrer. Quelques-uns sont plus visibles parce que plus épais. Le même type de réseau imparfait s'observe toujours dans le caryoplasme relativement assez coloré. Le nucléole central a un diamètre de  $2,3 \mu$ , en général il est homogène.

### C. LA PROPHASE.

Chez toutes les espèces observées on retrouve les étapes prophasiques analysées chez le *Dombeya dregeana*, qui peut servir de type. Les légères différences observées chez chacune d'elles sont liées à celles que présente leur structure nucléaire respective.

Pour toutes, la prophase est accompagnée d'une augmentation du volume nucléaire : c'est ainsi que, chez le *D. dregeana*, le noyau peut atteindre  $12 \mu$ . Son début peut être reconnu dès que les chromocentres commencent à grossir, leur diamètre devient en moyenne de  $0,5 \mu$ . Leur nombre paraît être celui des chromosomes métaphasiques. Simultanément l'enchylème semble parcouru par un réseau de fibrilles diffuses. Celles-ci se condensent peu à peu en des sortes de travées dont le point de départ serait les chromocentres. Le caryoplasme s'éclaircit progressivement pendant que les travées se dirigent vers le nucléole avec quelques mouvements sinueux.

Tout se passe comme si des remaniements chimiques du noyau entraînaient la formation de courants dans la caryolymphe où flottent ces longs rubans chromatiques.

On observe alors une contraction générale de ces rubans chromatiques ; ils raccourcissent tout en devenant plus intenses Feulgen-positifs, ils deviennent même plus courts que les chromosomes métaphasiques. C'est alors que la membrane nucléaire et le nucléole disparaissent ; les chromosomes maintenant formés vont se disposer sur le plan équatorial en prenant leur taille définitive.

La prophase du *Pterospermum suberifolium* commence elle aussi par l'accroissement du volume nucléaire ; le diamètre du noyau peut mesurer  $9,5 \mu$ . Puis on retrouve les stades caractérisés par les longs rubans flexueux traversant le noyau de part en part, subissant ensuite une forte contraction pendant que la membrane nucléaire disparaît (Pl. II, fig. 1b et 1c).

Chez le *Hermannia candicans*, les chromocentres dispersés à la périphérie du noyau interphasique semble se regrouper pour constituer en début de prophase, sur tout le pourtour du noyau, de grosses masses chromatiques. A partir de ces dernières vont se reformer les longs rubans flexueux caractéristiques de ce stade, qui finiront par traverser le noyau de part en part. Nous en comptons une douzaine baignant dans

un caryoplasme incolore. Le nucléole laisse parfois voir en son centre une vacuole (Pl. I, fig. 2b). Il se produit ensuite une contraction de l'ensemble chromatique qui a pour résultat une masse indéchiffrable de chromosomes intimement mêlés. Puis il y a un relâchement, qui semble hntal, car on ne trouve pas de stade intermédiaire. Les chromosomes prennent leur aspect définitif tout en se plaçant sur le plan équatorial.

La prophase du *Sterculia lurida* (Pl. I, fig. 3b, 3c) débute par une sorte de regroupement des filaments chromatiques autour des chromocentres les plus volumineux. Dans le caryoplasme qui s'éclaircit, on voit alors de grosses masses, irrégulières et compactes, de chromatine, prolongées par un réseau irrégulier mais plus ténu qu'en interphase. Peu à peu le gonflement prophasique s'observe. Les chromocentres et les filaments du pseudo-réticulum, se spiralisent de plus en plus, se raccourcissent tout en s'épaississant et en se colorant davantage; ils sont devenus des chromosomes.

Le gonflement prophasique chez le *Cola verticillata* fait passer en moyenne le diamètre du noyau de 8 à 10  $\mu$ . Les chromocentres se rassemblent en paquets et s'organisent en rubans flexueux envahissant le caryoplasme qui devient presque incolore. Le nombre de ces bandes est difficile à déterminer parce qu'elles se chevauchent et ne se trouvent évidemment pas dans le même plan. Nous en dénombrons une vingtaine dans le plan du nucléole et une vingtaine d'autres en faisant varier la mise au point. Tout se passe comme si chaque chromocentre donnait un chromosome par chromatini-sation de ses extrémités. A la fin de la prophase il ne paraît pas y avoir de contraction, comme c'est en général la règle, et les plaques prémétaphasiques présentent des chromosomes longs, enchevêtrés les uns dans les autres. Il en est de même chez les autres *Cola*.

Pour le *Brachychiton acerifolium* et le *B. discolor* au moment de la prophase les chromocentres augmentent de volume, en demeurant toujours situés à la périphérie du noyau dont le diamètre devient égal à 10  $\mu$ . Le nucléole augmente également de volume et son diamètre atteint 3,5  $\mu$ . A partir des chromocentres les tractus se regroupent en filaments plus ou moins longs et plus ou moins épais qui se croisent dans l'en-chylème devenu incolore. Le nucléole se résorbe ainsi que la membrane nucléaire. On a alors des chromosomes grêles dont les deux extrémités sont plus intensément colorées alors que la partie médiane reste pâle. Ils sont encore disposés dans plusieurs plans et s'enchevêtrent les uns dans les autres. Peu à peu ils se chromatinsent uniformément et se placent dans le plan équatorial.

#### D. LE NOYAU QUIESCENT.

Il nous a semblé intéressant, lorsque cela a été possible, d'étudier la structure du noyau quiescent.

Dans les tissus méristématiques en voie de différenciation le noyau télophasique évolue normalement vers le stade interphasique qui est une préparation pour les stades mitotiques suivants. Cependant dans les cellules du tissu situé immédiatement sous la coiffe ou dans les cellules très différenciées de l'écorce le processus télophasique semble aboutir, au moins momentanément, vers un état de repos. On donne le nom de « quies-cent » au noyau se trouvant dans cet état.

L'état nucléaire quiescent du *Dombeya dregeana* présente peu de différences avec l'état interphasique : les chromocentres, plus groupés, paraissent être aussi nombreux. Chez le *D. natalensis*, il ne présente pour toute différence avec le stade interphasique qu'une coloration moins intense de l'en-chylème.

Le noyau quiescent du *Hermannia candicans* se distingue du noyau interphasique parce qu'il est moins chromatique, que les chromocentres sont situés davantage contre la membrane nucléaire. Leur nombre paraît être sensiblement égal à celui des chromo-somes. Dans la plupart des noyaux on en compte 12 dont 2 plus gros situés à proximité du nucléole.

Chez le *Melochia hirsuta*, les noyaux quiescents semblent être plus chromatiques que ceux du *H. candicans*, mais il est vrai qu'ils ont un volume moindre; sur un fond assez coloré de nombreux chromocentres ayant à peu près la même grandeur sont répartis de façon régulière.

Chez le *Rulingia parviflora* appartenant à la sous-famille des Byttneriées, tribu des Byttnerinées, seul le noyau quiescent a été observé (Pl. I, fig. 4). Ayant un diamètre environ égal à 7 ou 8  $\mu$ , ce noyau possède un nucléole dont le diamètre atteint 2,4  $\mu$ . Celui-ci contient très souvent un ou deux corps réfringents et parfois une vacuole qui peut bourgeonner. La zone claire bordant le nucléole est assez importante. Entre la zone claire et la membrane nucléaire, dans le caryoplasme, qui est pâle, de grosses masses chromatiques irrégulières baignent. Il semblerait, en effet, que plusieurs chromocentres se soient unis pour participer à la formation de ces agglomérats chromatiques qui seraient assimilés, alors, à des « chromocentres collectifs ». Des filaments se concentrent autour de ces masses formant un réseau assez serré. Ces structures sont sans doute ce que DANGEARD appelle des « réseaux chromocentriques ». C. DELAY qualifie ces formations de « chromocentres réticulés composés ». Comme la place qu'elles occupent dans le noyau est relativement réduite, elle conclut à la structure semi-réticulée de ces derniers.

La structure du noyau quiescent du *Pterospermum suberifolium* est voisine de celle du stade interphasique déjà décrit mais l'enchylième est plus dense et les chromocentres sont plus arrondis.

Pour le *Sterculia lurida*, dans les tissus situés sous la coiffe et dans les tissus très différenciés, se trouvant au-dessus de la zone méristématique, nous observons deux sortes de noyaux. Ceux appartenant aux cellules les plus internes du parenchyme cortical ont une forme irrégulière. Ils sont tassés contre une des cloisons cellulaires et par conséquent ils sont vivement colorés par la méthode de FEULGEN. On compte contre la membrane nucléaire environ 15 chromocentres de petite taille et on ne distingue pas leur nucléole. Par contre les noyaux les plus externes de cette zone sont arrondis et de plus petite taille que les noyaux interphasiques. L'enchylième est plus clair. Les chromocentres, beaucoup moins volumineux s'aplatissent sur la membrane nucléaire. Un nucléole homogène est cerné par une légère plage plus claire. Le pseudo-réticulum est plus visible que dans le noyau interphasique, sans doute est-ce dû au fait que les chromocentres sont moins volumineux et moins empâtés. Il semble permis de penser ici que l'évolution vers l'état quiescent va de pair avec une déspiralisation très poussée des chromosomes. L'interphase serait alors un état intermédiaire, comme si l'évolution normale était stoppée par la reprise de l'activité mitotique.

Le noyau quiescent du *Cola verticillata* est fort peu différent du noyau interphasique. Toutefois les chromocentres, moins volumineux, s'aplatissent contre la membrane nucléaire. Le réseau, plus fin, est plus régulièrement réparti. La zone claire dont nous venons de parler manque souvent ou bien elle est très réduite. Au centre de l'espace nucléaire on trouve encore un ou deux chromocentres collectifs autour desquels le réseau est naturellement plus dense.

Chez le *Brachychiton acerifolium* le noyau quiescent semble être plus volumineux que le noyau interphasique. La membrane nucléaire est très visible. Les chromocentres les plus petits, disparaissent, les plus volumineux s'éclaircissent et diminuent de volume. Les tractus plus nombreux sont à l'origine d'un pseudo-réseau plus uniforme dans un caryoplasme rosé. Il n'y a pour ainsi dire pas de zone claire.

Le *B. discolor* possède un noyau quiescent, de diamètre égal en moyenne à 8  $\mu$ , identique à celui de *B. acerifolium*.

Le noyau quiescent du *Heritiera littoralis* présente des chromocentres encore moins apparents qu'ils ne l'étaient en interphase et un pseudo-réticulum plus homogène autour d'un nucléole central.

## DISCUSSION DES RÉSULTATS

## 1. La structure nucléaire.

Elle nous est apparue dans l'ensemble homogène. Les seize espèces de Sterculiacées, que nous avons observées, possédaient des noyaux dont la structure nous a semblé assimilable à celle des *noyaux semi-réticulés à chromocentres*. Le déroulement de la mitose est conforme à celui caractérisant les noyaux de ce type.

## a. LE RÉTICULUM.

Dans l'enclylème des noyaux interphasiques de toutes les espèces nous avons toujours pu distinguer des filaments chromatiques plus ou moins téaus et plus ou moins longs, prolongeant la plupart du temps des chromocentres. Dans tous les cas la densité du réseau était faible et parfois plus ou moins importante selon les régions du caryoplasme considérés. Or la chromaticité du noyau dépend de la densité du réseau qui est lui-même, comme nous l'avons déjà vu, le résultat de la désérialisation des chromosomes pendant la télophase. Chez les Sterculiacées nous admettrons ou bien que cette désérialisation n'a jamais le temps de s'achever tout à fait ou bien que, même si elle est complète, les chromonèmes n'en sont pas moins présents et qu'il est possible de les distinguer sur quelques portions de leur parcours, et notamment à leur départ, dans la région des chromocentres.

D'autre part, après coloration par la méthode de FEULGEN nous avons toujours constaté dans nos coupes que l'enclylème des noyaux télophasiques, interphasiques et prophasiques était plus ou moins légèrement coloré en rose. Il y a une décoloration progressive à mesure que l'on passe du stade interphasique au stade prophasique. L'enclylème normalement devrait être incolore puisque le colorant que nous avions utilisé est spécifique de la chromatine. Sans doute ce phénomène est-il lié à « la présence de chromatine mélangée à l'enclylème » comme l'écrit EICHORN (1949) à propos du noyau chez un *Lupin*. On peut aussi admettre avec MOUSSEL (1965) que « l'on se trouve en présence d'une structure semi-réticulée dans laquelle les mailles du réticulum sont suffisamment petites pour qu'un microscope optique ordinaire ne permette pas de les mettre en évidence ». On aurait là, selon lui, une transition entre le type semi-réticulé et le type aréticulé « vrai », et les noyaux ne différeraient les uns des autres que par les dimensions du réticulum. Cette hypothèse, en fait s'appuie sur les observations faites avec le microscope électronique par CHARDARD (1962), qui constate que dans les noyaux « la chromatine se présente sous la forme de fibrilles, ayant 100 Å d'épaisseur aussi bien dans les travées du réseau que dans les chromocentres ».

Nous sommes alors amenés à nous demander s'il existe vraiment une structure aréticulée parfaite ».

## b. LES CHROMOCENTRES.

Nous avons observé des chromocentres dont la grosseur était variable suivant les espèces; leur aspect était généralement granuleux. Parfois il nous a semblé que plusieurs d'entre eux se groupaient pour former des chromocentres tendant vers l'aspect des chromocentres collectifs. Leur nombre s'est trouvé être très variable. Dans certains cas, ils étaient beaucoup plus nombreux que les chromosomes et leur diamètre mesurait de 0,1 à 0,3  $\mu$ . Ce cas était particulièrement caractéristique pour le *Hermannia candicans* et les espèces appartenant à la sous-famille des Dombéyées.

Chez les Sterculiées et les *Pterospermum*, on en comptait moins que de chromosomes. Ils étaient alors plus volumineux, leur taille étant comprise entre 0,2 et 0,6  $\mu$ .

Quand les chromocentres étaient en beaucoup plus grand nombre que les chromosomes nous avons constaté que le réseau était extrêmement peu apparent. Il semblait

au contraire plus marqué dans le cas où les chromocentres étaient en moins grand nombre que celui des chromosomes.

Nous avons tenté d'expliquer ces phénomènes au moyen de l'hypothèse faite par l'un de nous en 1953 à propos de la structure nucléaire des Saxifragacées, la dés-piralisation subie par les chromonémas au cours de la télophase serait poussée plus ou moins loin selon qu'il s'agit de noyaux réticulés ou de noyaux dans lesquels subsistent des chromocentres; dans le cas des noyaux chromocentriques il serait possible d'admettre qu'un nouveau cycle mitotique commence avant l'achèvement de la dés-piralisation et que, lorsqu'il y a moins de chromocentres que de chromosomes, seuls les chromosomes les plus courts ont le temps de terminer le déroulement de leurs chromonémas, tandis que les plus longs subsisteraient à la fois sous la forme d'éléments du réseau et de chromocentres.

Or cette explication ne paraît pas suffisante chez les Sterculiacées. En effet, chez les Sterculiées et les *Pterospermum*, où, pour chaque espèce, les nombres des chromocentres est inférieur à celui des chromosomes et où ceux-ci sont à la fois relativement épais et presque aussi longs les uns que les autres, il est impossible de distinguer les chromosomes susceptibles de garder une portion non dés-piralisée de ceux qui déroulent complètement leurs chromonémas.

Si l'on examine maintenant les espèces possédant au contraire plus de chromocentres nucléaires que de chromosomes métaphasiques, elles devraient n'avoir que des chromosomes relativement longs, à la condition toutefois que le volume des noyaux soit approximativement le même pour toutes. Ce qui est le cas pour les Sterculiacées étudiées, puisque chez elles le diamètre nucléaire est en général compris entre 8 et 9  $\mu$ . Or, si les deux espèces de *Dombeya* possèdent 54 chromosomes dont la longueur varie entre 1,2 et 1,6  $\mu$ , c'est-à-dire qu'ils sont courts, le *Hermannia candicans* n'a que 12 chromosomes mesurant sensiblement tous plus de 3  $\mu$ , et ils sont relativement longs; pourtant dans l'un et l'autre cas, presque tous les chromosomes doivent posséder plusieurs régions où les chromonémas ne subissent aucun déroulement, correspondant chacune à un chromocentre.

Sans doute convient-il de penser que les phénomènes ne sont pas toujours aussi simples que le prévoyait l'hypothèse, et que, pour les Sterculiacées comme d'ailleurs pour les Saxifragacées, d'autres causes interviennent pour limiter l'ampleur du relâchement des spires chromonématiques. Sans doute, ces phénomènes dépendent-ils de facteurs physico-chimiques, tels que la chromatine et sa qualité, et de facteurs génétiques agissant sur ces derniers pour en assurer la permanence.

Cela permet vraisemblablement d'expliquer que l'on puisse établir des relations constantes entre, d'une part, la longueur et le nombre des chromosomes et d'autre part, la structure des noyaux.

Enfin il existe chez le *Rulingia parviflora*, le *Sterculia lurida* et le *Cola verticillata* une tendance à la formation de chromocentres collectifs; sans doute correspondent-ils aux chromosomes qui, en télophase, demeurent longtemps groupés. BODARD (1962) en signale lui aussi chez certains *Cola*. Mais nous n'avons pas retrouvé d'images correspondant à ce qu'il appelle des noyaux semi-réticulés à chromocentres réticulés en calettes, caractéristiques du *C. humilis*.

## 2. Le problème du réticulum et son importance dans la détermination du type nucléaire.

Nous l'avons déjà vu, GAZET DU CHATELIER, en 1936, après une étude caryologique des Sterculiacées, les avait classées parmi les espèces ayant un noyau aréticulé à chromocentres, comme les appellera C. DELAY en 1947 dans son examen des noyaux quiescents des Malvales.

Nos recherches ne confirment pas ces résultats puisque nous observons une struc-

ture semi-réticulée. Il est certain que les filaments observés dans les noyaux interphasiques sont très légers et souvent difficiles à voir du fait de leur finesse. Mais la réaction de FEULGEN les met cependant en évidence chez toutes les espèces, et cela quel que soit le fixateur utilisé. Il nous a paru logique, puisque la structure aréticulée doit exister en tant que telle, de ne pas placer les Sterculiacées dans cette catégorie de noyaux. Par contre nos conclusions rejoignent celles de BODARD qui décrit des noyaux semi-réticulés tant pour les divers *Cola* qu'il étudie que pour les *Sterculia tragacantha*, *S. rhinopetala* et le *Pterygota macrocarpa*. Il signale également que les noyaux du genre *Mansonia* sont très proches de la structure réticulée. Il remarque aussi dans le noyau du *Melochia mollis* de minuscules chromocentres en très grand nombre. Or nous avons vu que le *Hermannia candicans* et le *Melochia hirsuta*, appartenant tous à la sous-famille des Hermanniiées, ont ce type de structure. Nous nous devons cependant de signaler que le pseudo-réticulum observé par BODARD paraît être, sur ses dessins du moins, beaucoup plus régulièrement visible que celui que nous avons décrit ici.

Étant donné, d'une part, la difficulté que l'on éprouve quand l'on veut faire entrer tel ou tel noyau dans l'un ou l'autre groupe, étant donné, d'autre part, les variations que l'on rencontre pour une même espèce, selon qu'il s'agit d'un noyau méristématique ou d'un noyau de tissu différencié, nous nous posons la question de savoir si la présence ou l'absence d'un réticulum est utile pour caractériser une structure nucléaire?

Certes nos recherches ne portant que sur seize espèces, nous ont montré peu de variations importantes, quant à la structure nucléaire; nous ne nous permettrons pas d'en tirer des conclusions très générales pour la famille. Nous aurions cependant, dans ce cas particulier, tendance à considérer avec plus d'intérêt les chromocentres et leur nombre plus ou moins grand par rapport à celui des chromosomes somatiques.

Cette remarque demeure valable si on l'applique aux noyaux de nombreuses autres plantes. C'est pourquoi il nous paraît intéressant de voir si l'on ne pourrait pas avantageusement séparer d'un côté les noyaux euréticulés et réticulés à chromocentres et d'un autre côté les noyaux possédant un réticulum difficilement observable et toujours accompagnés de chromocentres. Ce qui nous conduit à proposer cette classification des divers types nucléaires :

#### I. NOYAUX EURÉTICULÉS :

- A. Noyaux réticulés parfaits sans chromocentres;
- B. Noyaux réticulés à chromocentres.

#### II. NOYAUX DISRÉTICULÉS (1) A CHROMOCENTRES :

- A. Nombre des chromocentres supérieur au nombre des chromosomes;
- B. Nombre des chromocentres inférieur au nombre des chromosomes;
- C. Nombre des chromocentres égal au nombre des chromosomes.

La famille des Sterculiacées serait à placer dans la catégorie *Disréticulés* avec les séparations suivantes : Dans la section A, nous classerions les Dombéyées et les Hermanniiées. Dans la section B, nous rangerions les Byttneriées, les Hélictériées et les Sterculiées.

### 3. Les caractères chromosomiques à travers la famille et leurs rapports avec la structure nucléaire.

C. DELAY sépare, d'un côté, les noyaux chromatiques euréticulés et réticulés qui, selon elle, possèdent des chromosomes longs dont la taille dépasse  $4 \mu$  et, d'un autre côté, les noyaux moins chromatiques semi-réticulés et aréticulés à chromosomes courts

(1) Disréticulé : *dis*, préfixe issu du grec indiquant le défaut, par opposition au préfixe *eu* indiquant le bien.

dont la longueur est comprise entre 4  $\mu$  et 2,5  $\mu$  et même moins pour les noyaux aréticulés à euchromocentres.

Pour l'ensemble des espèces étudiées ici, la longueur des chromosomes oscille entre 0,8 et 3,2  $\mu$ . Si nous prenons le cas des Dombeyées, pour les deux espèces examinées la longueur des chromosomes varie entre 0,8 et 1,6  $\mu$ . Cela serait en faveur de l'opinion de C. DELAY qui admet l'existence de noyaux aréticulés à euchromocentres pour les représentants de cette sous-famille. Lorsqu'il s'agit des Sterculiées les résultats sont également concordant puisque la longueur des chromosomes métaphasiques est comprise entre 0,8 et 1,7  $\mu$ . Il en est de même pour les Hélictéées.

Mais le *Hermannia candicans*, la seule Hermanniée étudiée de ce point de vue, fait exception : la longueur de ses chromosomes est de 2,6  $\mu$  pour les plus courts et de 3,2  $\mu$  pour les plus longs. Il devrait donc, selon les données énoncées plus haut, être classé chez les plantes à noyaux semi-réiculés. Or il s'avère qu'il possède les noyaux les moins chromatiques et les moins réiculés de toutes les Sterculiacées. Il est vrai qu'il ne possède que 12 chromosomes pour un noyau dont le diamètre est sensiblement égal à celui des autres espèces.

Il en résulte que pour nous, si la chromaticité du noyau est fonction de la longueur des chromosomes, il ne faut pas oublier l'existence d'autres facteurs tels que le nombre de chromosomes et le volume du noyau. Cette constatation est valable pour les représentants de nombreuses autres familles et nous trouvons là une nouvelle justification à la classification des types nucléaires qui vient d'être proposée.

Une règle relative à la taille des chromosomes, élaborée par JANAKI-AMMAL et citée par DARLINGTON et WYLIE en 1955, a été également énoncée par C. DELAY, « On trouve le plus souvent des petits chromosomes, avec noyaux quiescents aréticulés à euchromocentres ou semi-réiculés chez les Dicotylédones arborescentes considérées habituellement comme primitives (SINNOT et BAILEY, 1914) tandis que c'est chez les plantes herbacées, plus évoluées, que l'on rencontre les noyaux les plus riches en chromatine, euréiculés ou réiculés ». Il y aurait donc une tendance à l'allongement des chromosomes au cours de l'évolution.

Si nous nous référons à nos résultats, nous constatons que le *Hermannia candicans* possède les chromosomes les plus longs. Or il se trouve justement que les Hermanniées sont des plantes herbacées ou des semi-arbustes, mais jamais des arbres. Viennent ensuite les *Pterospermum acerifolium* et *P. suberifolium*, qui sont des arbustes ou des arbres; leurs chromosomes sont plus courts que ceux des *Hermannia*, mais plus longs que chez les Sterculiées, mis à part le *Cola verticillata* et les *Dombeya* qui sont toujours des arbres. Faut-il en conclure que les *Pterospermum* ne doivent pas être rapprochés des *Dombeya*, comme on le fait actuellement, et les maintenir chez les Hélictéées? On pourrait alors imaginer que l'évolution des Sterculiacées aurait pu se faire dans le sens suivant :

Dombeyées  $\longleftrightarrow$  Sterculiées  $\longleftrightarrow$  Hélictéées  $\longleftrightarrow$  Hermanniées

A vrai dire, il semble que la différence de dimension entre les chromosomes considérés sont trop peu accentuées pour que cette règle puisse être appliquée ici, d'autant plus que, malgré leurs chromosomes d'assez grandes dimensions, les Hermanniées possèdent un noyau fort peu chromatique. Il convient encore de remarquer que cette règle valable dans de nombreux cas, n'a pourtant pas une valeur générale. Plusieurs auteurs l'ont contestée. Les observations faites sur la caryologie des Malpighiacées par Michelle FOUËT (1966) ont montré, par exemple, que l'évolution ne s'effectue pas toujours d'une façon aussi simple, puisque dans cette famille, les espèces vraisemblablement les plus primitives, qui sont des arbres, ont les chromosomes les plus grands et des noyaux granuleux à chromocentres particulièrement riches en chromatine. Nous trouvons là un argument supplémentaire pour ne pas retenir cette règle à propos des Sterculiacées.

## 4. Liste des nombres chromosomiques.

	<i>n</i>	<i>2n</i>	
<b>ERIOILAENÉES :</b>			
<i>Eriolaena hookeriana</i> W. A.	60	—	NANDA (1962).
	60	—	PAL (1964).
<b>FRÉMONTIÈES :</b>			
<i>Fremontia californica</i> Torr. var. <i>viridis</i> Harvey	20	—	LENZ (1950).
<b>DOMBÉYÉES :</b>			
<i>Dombeya spectabilis</i> Boj.	46	—	GAZET DU CHATELIER (1936).
<i>Dombeya dregeana</i> Sond.	54	—	POTY, HAMEL.
<i>Dombeya natalensis</i> Sond.	54	—	POTY, HAMEL.
<i>Pterospermum aurifolium</i>	38	—	PATHAK et al. (1949).
<i>Pterospermum acerifolium</i> Willd.	38	—	POTY, HAMEL.
<i>Pterospermum suberifolium</i> Lam.	38	—	POTY, HAMEL.
<b>HERMANNIÉES :</b>			
<i>Hermannia candicans</i> Ait.	12	—	POTY, HAMEL.
<i>Melochia bracteosa</i> F. Hoffm = M. <i>melissifolia</i> Benth. var. <i>bracteosa</i> (F. Hoffm) K. Schum.	14	—	S. et G. MANGENOT (1958)
<i>Waltheria ovata</i> Cav.	14	—	DIERS (1961).
<i>Waltheria americana</i> L.	40	—	HARVEY (1966).
<b>BYTTNÉRIÉES :</b>			
<b>Theobrominées :</b>			
<i>Theobroma cacao</i> L.	16	—	CHEESMAN (1927).
	16	—	HEYN (1930).
	8	16	KUIPER (1914).
	20	—	DAVIE (1933).
	20	—	SIMMONDS (1954).
	26	—	DELAY (1946-1948).
<i>Theobroma angustifolia</i> Willd.	20	—	SIMMONDS (1954).
<i>Theobroma bicolor</i> Humb.	20	—	SIMMONDS (1954).
<i>Theobroma leiocarpa</i> Bernouilli.	20	—	CARLETTO (1948).
<i>Herrania albiflora</i> Goudot	20	—	SIMMONDS (1954).
<i>Herrania purpurea</i> Pitt.	20	—	SIMMONDS (1954).
<i>Guazuma tomentosa</i> H. B. et K.	16	—	YOUNGMAN (1931).
<i>Leptonychia pubescens</i> Keay	20	—	S. et G. MANGENOT (1962)
<b>Byttnerinées :</b>			
<i>Ayenia acalyphifolia</i> Griseb.	40	—	CRISTOBAL (1960).
<i>Ayenia aemulata</i> C. L. Cristob.	20	—	CRISTOBAL (1960).
<i>Ayenia compacta</i> Rose	20	—	CRISTOBAL (1960).
<i>Ayenia ekmanii</i> C. L. Cristob.	40	—	CRISTOBAL (1960).
<i>Ayenia eliae</i> C. L. Cristob.	20	—	CRISTOBAL (1960).
<i>Ayenia Krapovickasii</i> C. L. Cristob.	20	—	CRISTOBAL (1960).
<i>Ayenia lingulata</i> Griseb.	20	—	CRISTOBAL (1960).
<i>Ayenia nummularia</i> C. L. Cristob.	20	—	CRISTOBAL (1960).
<i>Ayenia o'donellii</i> C. L. Cristob.	20	—	CRISTOBAL (1960).
<i>Ayenia subtilis</i> C. L. Cristob.	40	—	CRISTOBAL (1960).
<i>Ayenia tomentosa</i> L.	20	—	CRISTOBAL (1960).

	n	2n
<b>LASIOPÉTALÉES.</b>		
<i>Thomasia solanacea</i> J. Gay.	20	GAZET DU CHATELIER (1939).
<b>HELICTÉRÉES.</b>		
<i>Helicteres hirsuta</i> Lour.	12	NANDA (1962).
<i>Helicteres isora</i> L.	12	NANDA (1962).
<b>MANSONIÉES :</b>		
<i>Mansonia altissima</i> A. Chev.	50	S. et G. MANGENOT (1957).
<i>Triplochiton scleroxylon</i> K. Schum.	40	S. et G. MANGENOT (1957).
<b>STERCULIÉES :</b>		
<i>Sterculia platanifolia</i> L. f.	32	SUGIURA (1938).
<i>Sterculia oblonga</i> Mast.	36	S. et G. MANGENOT (1957).
<i>Sterculia rhinopetala</i> N. Schum.	36	S. et G. MANGENOT (1957).
<i>Sterculia tragacantha</i> Lindl.	36	BODARD (1962).
<i>Sterculia colorata</i> Roxb.	40	GAZET DU CHATELIER (1936).
	40	PATHAK et al. (1949).
<i>Sterculia urens</i> Roxb.	40	RAGHAVAN et ARORA (1959).
	20	NANDA (1962).
<i>Sterculia pallens</i> Wall.	20	NANDA (1962).
<i>Sterculia setigera</i> Del.	40	MIEGE (1962).
<i>Sterculia lurida</i> F. Muell.	40	POTY, HAMEL.
<i>Sterculia discolor</i> F. Muell.	40	POTY, HAMEL.
<i>Cola acuminata</i> (P. B.) Schott et Endl.	40	JANAKI-AMMAL.
	40	BODARD (1962).
	40	POTY, HAMEL.
<i>Cola attiensis</i> Aubr. et Pellgr.	42	BODARD (1962).
<i>Cola buntingii</i> bak. f.	42	BODARD (1962).
<i>Cola caricoefolia</i> G. Dors et D. Schum.	42	BODARD (1962).
<i>Cola cordifolia</i> (Cav.) Brenan et Keay	42	BODARD (1962).
<i>Cola gigantea</i> A. Chev. var. <i>glabrescens</i> Brenan et Keay	42	BODARD (1962).
<i>Cola humilis</i> (Pierre) Bod.	40-42	BODARD (1962).
<i>Cola heterophylla</i> Schott. et Endl. (= <i>Cola reticulata</i> A. Chev.).	40	POTY, HAMEL.
<i>Cola lateritia</i> K. Schum. var. <i>Maclaudii</i> Brenan et Keay	42	BODARD (1962).
<i>Cola laurifolia</i> Mast.	42	BODARD (1962).
<i>Cola millenii</i> K. Schum.	42	BODARD (1962).
<i>Cola nitida</i> A. Chev.	20	40 BODARD (1962).
	40	POTY, HAMEL.
<i>Cola triloba</i> (R. Br.) Engl.	42	BODARD (1962).
<i>Cola verticillata</i> (Thonn) Stapf	40	POTY, HAMEL.
<i>Chlamydocola chlamydantha</i> (K. Schum) M. Bod.	42	BODARD (1962).
<i>Ingonia digitata</i> (Mast.) M. Bod.	36	BODARD (1962).
<i>Brachychiton discolor</i> F. v. Muell.	40	POTY, HAMEL.
<i>Brachychiton acerifolius</i> F. v. Muell.	40	POTY, HAMEL.

	<i>n</i>	<i>2n</i>	
<i>Heritiera littoralis</i> (Dryand) in Ait.		40	POTY, HAMEL.
<i>Tarrietia utilis</i> Sprague		32	S. et G. MANGENOT (1957).
<i>Hildegardia barteri</i> Koesterm.		40	S. et G. MANGENOT (1957)
<i>Pterygota alata</i> R. Br.	20		NANDA (1962).
<i>Pterygota macrocarpa</i> K. Schum.		36	S. et G. MANGENOT (1957).
		36	BODARD (1962).
<i>Firmiana colorata</i> R. Br.	20		NANDA (1962).
<i>Firmiana simplex</i> W. F. Wight.	20		NANDA (1962).

### 5. Essai de classification caryo-taxinomique des Sterculiacées.

Si la structure nucléaire des Sterculiacées paraît assez homogène pour l'ensemble de la famille, leurs nombres chromosomiques sont à la lecture du tableau précédent fort disparates. Nous allons cependant tenter, en utilisant nos résultats et ceux des autres caryologistes en même temps que les caractères anatomiques, morphologiques et palynologiques connus, d'établir une classification fondée sur la structure nucléaire, dont l'homogénéité paraît justifier immédiatement l'unité de la famille, et surtout sur les nombres chromosomiques de base.

Pour mener cette discussion nous commencerons par rappeler les résultats concernant chaque sous-famille et par établir pour chacune d'elles quel est ou quels sont les nombres de base caractéristiques. Puis nous chercherons s'il existe entre eux des relations et si celles-ci font alors apparaître une certaine parenté entre les genres dont la caryologie a été étudiée. Il sera peut-être possible d'imaginer, d'une manière très imparfaite encore, un schéma de l'évolution chez les Sterculiacées.

#### 1° ERIOLAENÉES.

Cette sous-famille a été créée pour le genre *Eriolaena*, qui groupe une dizaine d'espèces, toutes de l'Asie tropicale. Un seul a fait l'objet de recherches caryologiques. NANDA (1962), puis PAL (1964) ont montré que  $n = 60$  chez *E. hookeriana*. Il s'agit donc d'une espèce fortement polyploïde. Cependant GAZET DU CHATELIER estime que ce genre présente des caractères très primitifs aussi bien dans la structure de ses fleurs (tube staminal allongé formé de nombreuses étamines) que dans son anatomie.

Mais une plante peut être polyploïde tout en appartenant à un genre ancien, présentant des caractères primitifs. Cette constatation, qui sera vraisemblablement confirmée par l'existence d'espèces appartenant à ce genre et présentant un degré moins élevé de polyploïdie, nous conduit à penser que le nombre chromosomique de base attribuable à ce genre doit être choisi parmi ceux que STEBBINS (1947 et 1950), comme le rappellent S. et G. MANGENOT (1962), nomme des « nombres d'origine » et qui seraient le plus vraisemblablement 5, 6, 7 ou 8, et peut-être même 4 ou 3. C'est pourquoi nous croyons préférable de proposer  $x = 5$  plutôt que  $x = 10$ . Ce genre appartiendrait alors à une série ayant un nombre de base originel pour la famille des Sterculiacées. *E. hookeriana* est vraisemblablement un paléopolyploïde, selon la définition que FAVARGER (1952) donne de ce terme, et ses ancêtres diploïdes ont dû certainement disparaître.

#### 2. FRÉMONTIÉES.

Les deux genres groupés ici sont américains. Ils sont remarquables par un tube staminal allongé mais ne portant que cinq étamines seulement. Seule une des cinq espèces du genre *Fremontia* a fait l'objet d'une étude caryologique due à LENZ (1950). Il établit que  $n = 20$  lors de la métaphase II dans les cellules-mères du pollen chez

la var. *viridis* du *F. californica*. Il s'agit là encore vraisemblablement d'un polyploïde appartenant à une série de base  $x = 10$  ou  $x = 5$ . Pour la même raison que précédemment, il paraît légitime de choisir le nombre d'origine,  $x = 5$ .

### 3. DOMBÉYÉES.

Seize genres asiatiques, africains, malgaches ou australiens sont réunis dans cette sous-famille. Le tube staminal est chez eux court. Il n'existe de résultats caryologiques que pour le genre africano-malgache *Dombeya*.

En 1939, GAZET DU CHATELIER compte 46 chromosomes somatiques chez le *D. spectabilis* et admet que le nombre de base est  $x = 23$  pour cette espèce de l'Afrique tropicale. Chez les *D. dregeana* et *D. natalensis*, tous les deux de l'Afrique australe, nous avons observé 54 chromosomes somatiques. Faut-il les considérer comme des hexaploïdes d'une série de base  $x = 9$  ou comme des triploïdes ayant  $x = 18$ . GAZET DU CHATELIER signale « la fertilité extrêmement faible » de ces plantes. Peut-être ont-elles pour origine une triploïdie, puisque, comme le remarque H. P. RILEY, les triploïdes sont toujours fortement stériles. L'examen des plaques métaphasiques révèle assez souvent des agencements particuliers de certains chromosomes analogues à ceux décrits par cet auteur pour les triploïdes : chromosomes demeurant parallèles trois par trois, ou se groupant par trois pour former des sortes de triangles ou d'éventails.

Trois représentants du genre asiatique *Pterospermum*, le *P. aurifolium* étudié par PATHAK et alii (1949), les *P. acerifolium* et *P. suberifolium* examinés ici possèdent tous 38 chromosomes. On peut donc admettre qu'ils appartiennent à une série évoluée ayant un nombre de base dérivé  $x = 19$ . Plusieurs hypothèses peuvent être envisagées pour tenter d'expliquer l'origine de ce nombre : il peut résulter sans doute d'une amphiploïdie apparue au cours de croisements entre des espèces ayant des nombres de base dérivés moins élevés  $x = 10$  et  $x = 9$ , par exemple, ou encore  $x = 12$  et  $x = 7$ ; il peut aussi dériver du nombre 18 grâce à l'addition d'un chromosome supplémentaire ou par fragmentation de l'un d'eux. GAZET DU CHATELIER estime que les *Pterospermum*, en raison de leurs fleurs relativement évoluées puisqu'elles présentent l'amorce d'un androgynophore, doivent être classés normalement chez les Hélictérées. Pourtant les systématiciens jugent cet argument insuffisant pour le maintien de ce genre parmi celles-ci, qui, elles, montrent une évolution plus marquée par le développement de l'androgynophore, et préfèrent considérer les *Pterospermum* comme des Dombéyées. Il conviendra de regarder si la caryologie peut confirmer ce point de vue.

### 4. HERMANNIÉES.

Cette sous-famille pantropicale rassemble cinq genres. Seule une espèce du genre *Hermannia*, surtout représenté en Afrique, a été examiné ici : le *H. candicans* ne possède que 12 chromosomes. Sans doute s'agit-il d'une forme diploïde ayant 6 pour nombre de base. Mais celui-ci est-il un véritable nombre d'origine? Ne dériverait-il pas plutôt du nombre 5 par gain d'un chromosome?

La seule des quatre-vingts espèces de *Melochia*, le *M. melissifolia* var. *bracteosa*, étudiée par S. et G. MANGENOT, est africaine; elle possède 14 chromosomes somatiques. DIERS trouve ce même nombre chez le *Waltheria ovata* qui est du Pérou; mais ce genre est aussi bien représenté en Afrique. On peut imaginer que le nombre de base pour ces deux plantes est  $x = 7$ . Il conviendra d'examiner quelle peut être son origine. Mais, en 1966, HARVEY compte chez le *W. americana* 40 chromosomes somatiques. Il y aurait donc pour ce genre une deuxième série de base  $x = 10$ .

### 5. BYTTNÉRIÉES.

Nous n'avons pu examiner, faute de matériel utilisable au moment de nos recherches, aucun représentant de cette sous-famille groupant de nombreux genres améri-

caïns et un genre africain, et qui a déjà été étudiée par les caryologistes. On y distingue deux tribus :

a. *Théobrominées* : le genre *Theobroma* aurait pour nombre de base  $x = 10$  puisque DAVIE (1933), CARLETTO (1948), SIMMONDS (1954) ont trouvé  $2n = 20$  chez quatre espèces, les *T. angustifolia*, *T. bicolor*, *T. lasiocarpa* et *T. cacao*. Mais chez ce dernier KUYPER (1914), CHESMAN (1927) et HEYN (1930) n'ont observé que 16 chromosomes somatiques, alors que M<sup>lle</sup> DELAY en compte 26. Cette espèce cultivée qui possède de nombreuses variétés aurait donc plusieurs nombres de base possibles :  $x = 5$  d'une part,  $x = 8$  sans doute lui-même dérivé de  $x = 5$  par perte d'un chromosome, soit  $x = 4$  et par multiplication, puis par addition  $x = 13$  ( $= 8 + 5$ ). Il s'agit vraisemblablement d'une espèce relativement récente, ayant évolué sous des influences culturelles. En effet on retrouve 16 chromosomes somatiques chez le *Guzuma tomentosa*, qui appartient à un genre voisin et on en compte 20 chez deux *Herrania*, l'*H. purpurea* et l'*H. albiflora* qui est la plante ayant servi de type pour la création par BOUDOT de ce genre, contesté par SCHUMANN mais admis par les auteurs qui lui ont succédé. S. et G. MANGENOT comptent également 20 chromosomes dans les racines du *Leptonychia pubescens*, espèce guinéo-congolaise de ce genre africain.

b. *Byttneriées* : chez huit espèces du genre américain *Ayenia*, M<sup>me</sup> CRISTOBAL a établi que  $2n = 20$ , alors qu'elle trouve chez trois autres  $2n = 40$ . Il y aurait donc là une série polyploïde de base 10. Toutes ces plantes appartiennent à la section *Ayenia* que cet auteur crée. Sans doute aurait-il été intéressant de savoir si les espèces appartenant à la section *Cybiostigma* ont le même nombre de base, car elles possèdent un pollen différent de celui observé chez les *Ayenia* des deux autres sections.

## 6. LASIOPÉTALÉES.

Cette sous-famille, uniquement australienne, groupe neuf genres. GAZET DU CHATELIER a étudié le *Thomasia solanacea* qui possède 20 chromosomes somatiques. Peut-être appartient-elle à une série de base  $x = 10$ , puisque chez lui, comme pour toutes les espèces des quatre sous-familles précédentes, le tube staminal est court. Sans doute en est-il de même pour les Byttneriées ayant 20 chromosomes.

## 7. HÉLICTÉRÉES.

Six genres rassemblant une cinquantaine d'espèces sont groupés dans cette sous-famille pantropicale. Ils sont tous remarquables par la présence dans les fleurs d'un androgynophore bien développé. Seuls deux représentants du genre *Helicteres* ont été jusqu'à présent examinés. NANDA (1962) a établi pour eux que  $n = 12$ . Les nombres de base possibles sont  $x = 6$  ou  $x = 12$ .

## 8. MANSONIÉES.

Les quatre genres réunis dans cette sous-famille sont également caractérisés par la présence d'un androgynophore. S. et G. MANGENOT (1957) ont dénombré 50 chromosomes somatiques chez le *Mansonia altissima*. Est-ce une plante ayant elle aussi  $x = 10$  comme nombre de base et ce serait alors un pentaploïde. Il semble plus raisonnable d'admettre que l'on a là un représentant, soit d'une série ayant le nombre originel  $x = 5$ , et ce *Mansonia* serait décaploïde, soit d'une série possédant un nombre dérivé de celui-ci par multiplication, tel que 25. En effet ce nombre ne doit pas paraître plus étonnant que  $x = 23$  déjà signalé chez le *Dombeya spectabilis*. Ces deux auteurs trouvent également que  $2n = 40$  chez le *Triplochiton xeroxylon*. Sans doute faut-il admettre pour lui que  $x = 10$ .

## 9. STERCULIÉES.

Les plantes rassemblées dans cette sous-famille présentent normalement un androgynophore bien que la plupart du temps leurs fleurs soient unisexuées par avortement.

Mais elles sont surtout caractérisées par l'apocarpie (leur fruit est formé de plusieurs follicules libres), alors que celles appartenant aux autres sous-familles sont syncarpes.

Du point de vue de la caryologie ce sont les mieux connues.

Chez le genre *Sterculia*, on observe trois séries distinctes par le nombre de leurs chromosomes. En effet certaines espèces présentent 40 chromosomes somatiques : ce sont le *S. setigera* (MIEGE 1962), le *S. colorata* (GAZET DU CHATELIER, puis PATHAK et alii), le *S. urens* [RAGHAVAN et ARORA (1959)], le *S. urens* et *S. pallens* pour qui NANDA (1962) trouve  $n = 20$ , le *S. lurida* et *S. discolor* étudiés ici. Sans doute ont-ils pour nombre de base  $x = 10$ . D'autres, dont les dénombrements chromosomiques sont l'œuvre d'une part de S. et G. MANGENOT (1957), les *S. oblonga* et *S. rhinopetala*, d'autre part de BODARD (1962), le *S. tragacantha*, possèdent 36 chromosomes et doivent appartenir à une série de base 6. Enfin SUGIURA (1936) établit que  $2n = 32$  chez le *S. platanifolia*. Cet espèce pourrait alors être un tétraploïde de base 8. Mais ne serait-il pas plutôt un octoploïde de base 4 ? Nous serions tentés d'admettre cette dernière possibilité, car elle nous permettrait de suggérer que le nombre de base dérivé  $x = 10$  pourrait provenir d'une amphiploïdie stabilisée entre deux espèces dont les génomes seraient respectivement formés de 4 et 6 chromosomes.

L'examen de la répartition géographique de ces *Sterculia* montre que seules des espèces africaines ont 36 chromosomes, que l'espèce chinoise et japonaise en possède 32, et que celles présentant 40 chromosomes sont ou australiennes ou de l'Asie tropicale, l'Inde en particulier. Ces constatations recouvrent certaines observations de BODARD (1959), mais ne le recouvrent pas toutes cependant. En effet si cet auteur admet l'opinion de NORMAND (1955) qui, après une étude anatomique, conclut à séparer les *Sterculia* africains des asiatiques, ce que semble confirmer la caryologie, il place côte à côte dans le tableau de classification qu'il propose, les *Sterculia* asiatiques, le *S. setigera*, qui bien qu'africain, présente comme eux  $2n = 40$ , et le *S. tragacantha*, qui, lui, appartient vraiment au groupe des *Sterculia* d'Afrique caractérisés par 36 chromosomes. Ces remarques montrent que l'histoire de ce genre est sans doute fort complexe et qu'elle ne pourra être complètement connue qu'après encore de nombreux travaux.

Le genre *Cola*, qui est exclusivement africain, a été lui aussi relativement bien étudié du point de vue de la caryologie, particulièrement par BODARD (1962). La plupart des espèces ont  $2n = 42$ , mais quelques uns n'en possèdent que 40. Ce sont d'ailleurs presque toujours des plantes qui avaient été primitivement classées dans le genre *Sterculia* : ce sont, par exemple, les *Cola acuminata*, *C. verticillata*, *C. nitida* et le *C. heterophylla* que BODARD identifie au *C. reticulata*. Cet auteur admet même que le *C. humilis* possède tantôt 40, tantôt 42 chromosomes. Or l'étude des caractères floraux faite par cet auteur montre l'homogénéité du genre *Cola*.

La question de savoir quelle peut être l'origine et la relation existant entre ces deux nombres de chromosomes devra être examinée plus longuement.

Le nombre de base dérivé  $x = 10$  peut être admis encore pour le genre *Brachychiton*, puisque les deux *B. discolor* et *B. acerifolius*, originaires de l'Australie, ont  $2n = 40$ . Il en est de même pour le *Heritiera littoralis* qui croît en Australie et dans certaines îles du Pacifique, pour le *Hildegardia Barteri*, espèce africaine étudiée par S. et G. MANGENOT, pour deux *Firmiana* asiatiques examinés par NANDA, car tous ont  $n = 20$  ou  $2n = 40$ . Ces résultats montrent qu'il y a beaucoup d'affinité entre les genres *Hildegardia* et *Firmiana*, longtemps confondus.

Le genre *Tarrietia*, que certains auteurs, KOSTERMANS en particulier, veulent confondre avec le genre *Heritiera*, semble être différent de celui-ci puisque S. et G. MANGENOT ont compté 32 chromosomes chez le *T. utilis*, qui appartient à la flore Guinéo-congolaise. Mais BODARD pense que comme pour les *Sterculia*, il convient de séparer les espèces africaines des espèces asiatiques, pour lesquelles on n'a malheureusement aucun renseignement caryologique. Pour résoudre, avec l'aide de la caryologie, ce problème il faut d'autres études. Il semble exister un certain parallélisme entre ces

deux genre *Heritiera*, *Tarrieta* et le genre *Sterculia* : chez lui, comme chez eux les plantes australiennes ont 40 chromosomes, chez lui les plantes africaines en ont 36 et les asiatiques 32; chez les *Tarrieta* d'Afrique il y a 32 chromosomes... Mais l'opinion des morphologistes français est actuellement de bien distinguer les genres *Heritiera* et *Tarrieta* (cf. BODARD 1962).

Proche des *Tarrieta* africains par le type de ses fleurs, le *Chlamydocola chlamydantha* a 42 chromosomes, ce qui semble le rattacher surtout au genre *Cola*, dont il diffère par la structure de ses graines (BODARD 1962).

L'*Ingonia digitata*, type de ce genre créé par BODARD pour une plante décrite comme étant un *Cola*, et les *Pterygota* africains tels que le *P. macrocarpa* sont voisins par la morphologie de leurs fleurs et de leurs graines; BODARD (1959) parle à leur propos d'un type *Pterygota-Ingonia*. Cette parenté semble confirmée par leurs nombres chromosomiques qui sont égaux à 36 chromosomes. Par contre NANDA (1962) détermine que le *P. alata*, espèce de l'Inde, a  $n = 20$ . Il y a peut-être là encore une distinction à établir entre les espèces propres à l'Asie et à l'Afrique.

Il ressort de cet examen que des nombres de bases fort divers peuvent être attribués aux Sterculiacées. Pourtant l'on observe une fréquence plus grande des nombres  $x = 10$  ou  $x = 5$ , particulièrement dans les sous-familles considérées comme primitives; on reconnaît aussi que  $x = 6$  et  $x = 7$  doivent être admis puisqu'il existe des espèces à 12 et 14 chromosomes. Chez les Sterculiées nous avons vu qu'il existait une série de base  $x = 8$  ou peut être  $x = 4$ . Ces quelques faits nous conduisent à penser que le nombre  $x = 5$  est celui qui devait caractériser les ancêtres des Sterculiacées; puis qu'à partir de lui ont dû apparaître les nombres 4 et 6 par perte et gain d'un chromosome, sans doute à la suite de répartitions irrégulières au cours de certaines méioses; que, plus tard encore, un phénomène analogue aurait pu donner naissance à des bases  $x = 7$ , pendant que simultanément se formaient de nouvelles bases  $x = 5$  différentes chacune d'au moins une unité de la précédente. Ces nombres 4, 5, 6 et 7, dérivant les uns des autres par perte, gain, échange de chromosomes constitueraient l'équipement chromosomique d'origine des Sterculiacées actuelles.

Ce sont eux qui ont donné naissance aux nombres de base plus élevés d'abord par simple multiplication (autopolyploïdie), ou par combinaisons (allopolyploïdie), puis par perte ou gain de chromosomes au niveau des nombres chromosomiques précédents.

Nous avons tenté de résumer dans le schéma 1 les diverses hypothèses qui peuvent être proposées et qui pourront être retenues après discussion.

Le nombre des combinaisons est très élevé. Il y a d'abord les multiplications de génomes :  $8 = 2 \times 4$ ,  $10 = 2 \times 5$ ,  $12 = 2 \times 6$ ,  $14 = 2 \times 7$ ,  $16 = 2 \times 8$ ,  $18 = 2 \times 9$ ... et plus loin encore  $12 = 3 \times 4$ ,  $18 = 3 \times 6$ ,  $21 = 3 \times 7$ ,  $24 = 3 \times 8$  ou  $4 \times 6$ , etc. Mais on peut admettre avec GORENFLOT que dans ce cas, « la puissance créatrice de la polyploïdie et son rôle dans l'évolution sont assez limités. Bien que multipliant le nombre des espèces, et même celui des genres, elle ralentit plus l'évolution qu'elle ne la facilite ». Il y a dû avoir aussi sans doute des additions de génomes donnant des nombres encore simples, puis plus complexes :  $9 = 5 + 4$ ,  $10 = 6 + 4$ ,  $12 = 7 + 5$ ,  $13 = 5 + 8$  ou  $6 + 7$ , ou  $9 + 4$ ,  $19 = 10 + 9$  ou  $7 + 12$ ,  $20 = 14 + 6$ . Peut être y a-t-il eu formation de 11 et 17 bien qu'ils n'aient pas encore été observés. Ultérieurement le nombre 23 a pu se produire par diverses additions ( $14 + 9$ ), ( $18 + 5$ ), ( $10 + 13$ ).

Enfin, des gains et pertes de chromosomes ont également dû intervenir : c'est ainsi, par exemple, en raison de l'unité du genre *Cola*, on peut penser que  $n = 21$ , s'il peut certes, avoir pour origine  $3 \times 7$ , dérive plus vraisemblablement de  $20 + 1$ , et inversement que certaines espèces ayant  $n = 20$  ont pu naître secondairement d'espèces possédant  $n = 21$  par perte d'un bivalent. De même peut-on supposer que l'unité des Dombéyées pourrait avoir une origine dans une polyploïdie suivie de pertes chro-

mosomiques : 23 viendrait alors de  $24 - 1$  ou plutôt  $(4 \times 6) - 1$  et 19 de  $18 + 1$  qu'il conviendrait d'écrire  $(3 \times 6) + 1$ .

De toute façon, il apparaît clairement en regardant ce schéma que la famille des Sterculiacées possède une unité incontestable, en raison du jeu très varié des combinaisons chromosomiques. Cette unité explique sans doute les difficultés qu'on a à bien définir les espèces, les genres et parfois même les sous-familles. Ne voit-on pas apparaître chez certaines espèces appartenant incontestablement à un genre déterminé, une particularité caractéristique d'un autre genre. Par exemple dans des sous-familles définies

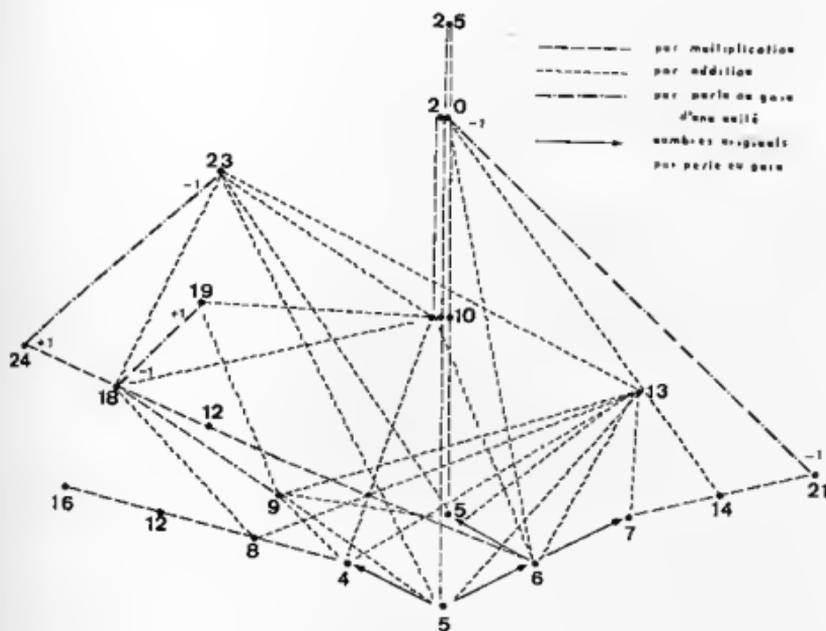


SCHÉMA 1

par l'absence de l'androgynophore, il y a des plantes qui en présentent un plus ou moins développé, tels les *Ayenia* de la section *Ayenia* chez les Byttneriées. N'est-ce pas aussi le cas des *Pterospermum*, placés d'abord chez les Hélicterées, maintenant rangés parmi les Dombeyées et que ERDTMAN ne sait où classer d'après ses seuls caractères palynologiques.

Il semble donc légitime de ne pas admettre, comme le font la plupart des morphologistes, la proposition de EDLIN qui isole les Sterculiées pour les élever au rang de famille distincte de celle qui grouperait toutes les autres Sterculiacées. Il n'en reste pas moins vrai qu'elles se distinguent de celles-ci par le caractère de l'apocarpie.

Quelles conclusions pouvons nous tirer maintenant de cette discussion pour comprendre l'agencement des sous-familles les unes par rapport aux autres? Pouvons nous répondre à certaines questions que nous avons été amenés à nous poser?

Les Eriolaenées, sous-famille, qui groupe vraisemblablement des paléopolyploïdes, présentent des caractères primitifs et doivent avoir des équipements chromosomiques dérivant, soit directement du nombre de base originel 5, soit de celui apparu secondairement à partir du nombre 6 lui-même issu de 5.

Contrairement à ce que pense RAO, certaines Hermanniées seraient peu évoluées et anciennes, moins peut être que les précédentes cependant, puisqu'elles ont pour nombres de base  $x = 6$  et  $x = 7$  et qu'elles sont encore simplement diploïdes. Mais que penser du *Waltheria americana* L., apparemment moins primitif, puisqu'il paraît avoir  $x = 10$  comme nombre de base? La solution la plus simple serait sans doute d'admettre que ce nombre dérive par polypléidie de  $x = 5$ , ce qui pourrait expliquer ses caractères peu évolués. Pourtant cette espèce a une dispersion très vaste, puisqu'elle se rencontre en Amérique aussi bien dans l'hémisphère Sud que dans l'hémisphère Nord. Ce caractère fait songer à une origine allopléide, lui permettant d'avoir une plus grande souplesse écologique. Il faudrait alors supposer qu'elle est simplement diploïde, ayant un nombre de base dérivé  $x = 20$ , résultat de l'addition d'une espèce de base  $x = 6$  et d'une autre ayant une base  $x = 14$ , dérivée elle-même de  $x = 7$  par doublement. Ce qui expliquerait l'unité reconnue des Hermanniées.

Les Dombeyées, malgré certains de leurs caractères considérés comme primitifs, seraient moins anciennes, car elles possèdent, semble-t-il, des nombres de base dérivés élevés, résultant probablement de combinaisons secondaires : le genre *Dombeya* rassemble des espèces ayant les unes 46 chromosomes et pour lesquelles  $x = 23$ , les autres 54. La présence sur les plaques équatoriales de figures groupant par trois certains chromosomes nous ont conduit à admettre que pour elles  $x = 18$ . Ce nombre de base dérivé peut avoir des origines diverses, mais seules ne peuvent être retenues que celles ayant un rapport avec le nombre 23. La relation la plus simple est d'admettre que 18 est le résultat d'un triplement du nombre d'origine, avec le sens que nous lui avons donné précédemment,  $x = 6$  et que  $x = 23$  serait apparu chez des plantes tétraploïdes de la même série à la suite de la perte d'un chromosome ( $x = (6 \times 4) - 1$ ). Sans doute la réalité n'a-t-elle pas été aussi simple et des étapes intermédiaires, telle que  $x = 12$  par exemple, ont dû apparaître, permettant l'apparition d'autoallopolyploïdes ( $12 + 6$ ).

Il semble légitime de placer dans cette sous-famille le genre *Pterospermum* qui appartient à une série chromosomique de base 19. Son origine en effet doit pouvoir être expliquée par gain d'un chromosome chez des plantes ayant elles aussi  $x = 18$ , sans doute dérivé secondairement de  $x = 6$ , comme dans le cas précédent.

Mais alors n'existerait-il pas une parenté possible entre la sous-famille des Dombeyées et celles des Hélicitérées où l'on rangeait autrefois le genre *Pterospermum*? En effet les deux *Helicteres*, dont la caryologie est connue, possèdent 24 chromosomes et doivent appartenir eux aussi à une série dont le nombre de base originel serait  $x = 6$ , même, si en raison de leurs caractères évolués, on doit admettre pour eux que le nombre de base actuel est  $x = 12$ .

Il y aurait là une série évolutive de base  $x = 6$ , groupant certaines Hermanniées, puis les Dombeyées enfin les Hélicitérées. Simultanément on verrait l'androgynophore se développer progressivement. Ce groupement à l'avantage de ne pas contredire les vues de systématiciens comme MELCHIOR et de vérifier dans une certaine mesure celles de GAZET DU CHATELIER et d'EMBERGER. Nous y retrouvons en effet 3 ou 4 tribus que ces deux auteurs placent parmi les Eriolaenoidées. Mais les Eriolaenées elles-mêmes pour lesquelles nous avons admis que  $x = 5$  seraient peut être à placer à la base de ce phylum qui serait remarquable par la présence de fleurs pseudo-corollées chez tous ses représentants.

Doit-on placer au voisinage de ces plantes les *Mansonia* dont la position semble incertaine sur le plan de la morphologie et sur celui de la palynologie, et qui possèderaient aussi des fleurs dont la corolle serait d'origine staminale? Ce qui conduit EMBERGER à les ranger parmi les Hélicitérées. Chez eux comme chez les autres Mansoniées l'androgynophore est bien développé. Or le *Mansonia altissima* possède 50 chromosomes et le *Triplochyton scleroxylon* en a 40. Ils semblent appartenir à une série dont le nombre de base originel serait 5. Ils auraient donc une origine fort proche de celle des Eriolaenées.

Existe-t-il alors une évolution comparable chez les Sterculiacées remarquables par leurs fleurs apétales ou normalement pétales (corolle vraie)? Sans doute peut-on placer les Frémontiées vers la base de ce phylum et lui attribuer, comme nombre de base  $x = 15$ . Pour elles, comme pour les Eriolaenées, il semble légitime d'admettre qu'il s'agit de paléopolyploïdes ( $2n = 40$ ).

Les Byttnériées, comme les précédentes, sont américaines; pourtant le genre *Leptonychia* est africain. On rencontre chez elles une importante série de base  $x = 5$  de caractère ancien groupant les *Ayenia* ( $2n = 20$  ou  $40$ ), le *Leptonychia* ( $2n = 20$ ) les *Herrania* ( $2n = 20$ ), trois *Theobroma* ( $2n = 20$ ). Mais à côté de ces espèces on observe aussi une série de base 8 où se range le genre *Guazuma* ( $2n = 16$ ) et certaines variétés du *Theobroma cacao* L.; mais chez cette espèce où il existe aussi des variétés ayant  $2n = 20$  on a pu également trouver une plante présentant 26 chromosomes somatiques. Le nombre dérivé 13 semble résulter de l'addition d'un génome de base  $x = 5$  avec un autre de base 8. Sans doute celui-ci a-t-il pour origine des plantes appartenant à une série de base 4 qui serait formée à partir des formes ancestrales ( $x = 5$ ) par perte d'un chromosome.

Les Lasiopétales sont très voisins des Byttnériées par l'ensemble de leur morphologie florale; elles s'en distinguent pourtant parce que leurs fleurs ne présentent pas de staminodes. VAN TIEGHEM réunissait ces deux sous-familles en une seule. Certes, il n'y a actuellement de renseignements caryologiques que pour le seul *Thomasia solanacea*, mais il montrent qu'avec 20 chromosomes il appartient lui aussi à une série de base 10. Ce nombre dérivé a peut être pour origine une base plus ancienne  $x = 5$ . Mais il peut aussi en avoir une autre comparable à celle qui paraît devoir être retenue chez certaines Sterculiées.

Chez celles-ci, nous trouvons trois séries dont les nombres chromosomiques de base sont différents : pour l'une, il est égal à 6; on y trouve des plantes appartenant aux genres *Ingonia*, *Sterculia* et *Pterygota*, possédant toutes  $2n = 36$ . Pour la seconde,  $x = 4$  vraisemblablement puisque le *Tarrietia utilis* et le *Sterculia platanifolia* ont 32 chromosomes somatiques. La troisième, très importante, semble caractérisée par  $x = 10$ ; mais elle ne paraît pas avoir pour origine, du moins dans tous les cas, une série plus ancienne de base 5. En effet elle groupe chez les genres *Sterculia* et *Pterygota* des espèces asiatiques ou australiennes pour qui  $n = 20$ ; il vient aussitôt à l'esprit, comme nous l'avons déjà remarqué, que ce nombre dérivé doit résulter de l'addition des nombres originels  $x = 4$  et  $x = 6$ . Il pourrait en être de même pour les *Brachychiton*, les *Heritiera*, l'*Hildegardia* et les *Firmania*. En est-il de même pour de nombreux *Cola* ayant  $2n = 40$  et qui ont été longtemps classés parmi les *Sterculia*. Mais les espèces de ce genre Africain ne doivent pas avoir de relations directes avec les *Sterculia* d'Afrique qui ont normalement 36 chromosomes somatiques. Mais il est d'autres *Cola* remarquables par leurs 42 chromosomes. Il doit y avoir de grandes affinités entre les deux génomes 40 et 42 puisque BODARD les retrouve l'un et l'autre chez le *C. humilis*. Une hypothèse simple, apparemment satisfaisante pour l'esprit, consiste à admettre que chez les *Cola* le nombre de base principal est  $x = 20$  et que celui-ci a pu donner naissance au nombre dérivé  $x = 21$  par le gain d'un chromosome, rendu possible à la suite d'irrégularités dans la répartition des chromosomes au cours de méioses anormales. Est-ce la véritable explication? Sans doute peut-on en imaginer d'autres, comme celle-ci qui est tout aussi simple; le nombre fondamental serait au contraire  $x = 21$ . N'est-ce pas celui qui caractérise le genre monospécifique *Chlamydocola* créé par BODARD, dérivé par triploïdie de la base  $x = 7$  rencontrée chez les genres *Melochia* et *Waltheria*. Ce serait alors la perte d'un chromosome qui aurait provoqué l'apparition du nombre 20. Mais ce nombre  $x = 7$  n'a pas encore été trouvé chez les espèces ayant une vraie corolle. C'est pourquoi il nous semble légitime, pour le moment du moins, d'accepter la première de ces deux hypothèses.

Le schéma 2 permet de résumer les suggestions que nous proposons pour interpréter l'histoire des Sterculiacées.

Evidemment l'enchaînement de ce système évolutif est hypothétique en raison du trop petit nombre de nos observations, des nombres chromosomiques connus et des nombres de base établis d'une manière conjecturale.

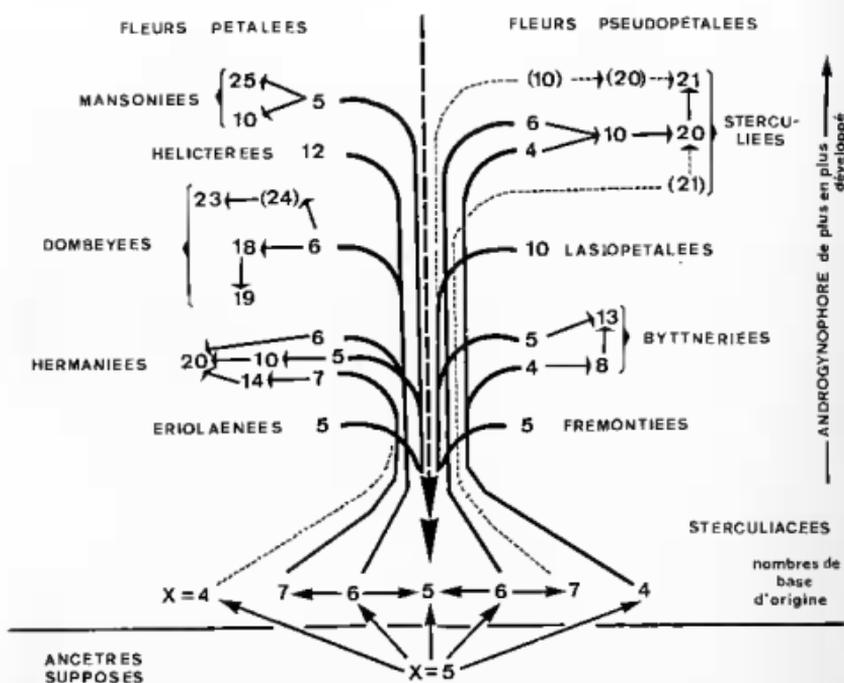


SCHÉMA 2

Par son ancienneté la famille des Sterculiacées pose de nombreux problèmes. Seule l'étude caryologique d'un grand nombre d'espèces permettra peut être d'en résoudre quelques-uns, et parmi les plus importants, ceux qui concernent son évolution.

\*  
\* \*

Peut-on enfin essayer d'apporter une réponse au problème soulevé par ERDTMAN et par EMBERGER qui s'interrogent pour savoir si les parentés existant entre les Sterculiacées, les Tiliacées, les Bombacacées et les Malvacées, sont si étroites qu'elles justifieraient leur regroupement en une seule famille.

Par leur structure nucléaire, ces quatre familles semblent avoir des affinités puisque toutes peuvent être classées parmi les plantes à noyaux disréticulés ; seuls les chromocentres sont toujours bien visibles, tandis que le réticulum est souvent difficile à observer. Chez les Sterculiacées on a surtout des noyaux semi-réticulés mais, BODARD estime que chez les *Mansonia* il y a presque une structure réticulée. Chez les Malvacées et les Tiliacées, au contraire, M<sup>lle</sup> DELAY (*loc. cit.*) et MOUSSEL (1966) décrivent des noyaux réticulés chromocentriques.

Par le nombre et par l'aspect des chromosomes, peut-on découvrir une parenté plus évidente. Nous venons de voir que les Sterculiacées pouvaient être définies comme possédant de petits chromosomes et comme dérivant d'ancêtres ayant probablement le nombre de base d'origine  $x = 5$ , qui aurait donné les nombres dérivés 4, 6 et 7, puis 10, 12, 13, 18, 19, 20, 24, 23.

Chez les Bombacacées, la polyploïdie est très élevée puisque les genres *Bombax* et *Ceiba* possèdent, 72, 80 et 88 chromosomes somatiques. Peut-être s'agit-il d'octoploïdes appartenant à trois séries de base 9, 10 et 11, qui seraient elles-mêmes issues, comme on l'observe chez les Sterculiacées, de séries plus anciennes ayant respectivement  $x = 4, 5$  et  $6$  par addition de génomes :  $4 + 5, 5 + 5, 5 + 6$ . Comme pour elles encore, il est possible d'admettre que le nombre de base le plus primitif serait  $x = 5$ . Il y aurait là un parallélisme net dans l'évolution des deux familles.

Chez les Malvacées, si l'on en juge d'après les Index de nombres chromosomiques et surtout d'après l'article de SKOVSTED, il a été observé des nombres de base très variés qui, pour la plupart, peuvent être groupés en cinq séries :  $x = 5$  et  $n = 5, 10, 15$  et  $25$ ,  $x = 6$ , et  $n = 12, 18$  et  $36$ ,  $x = 7$  et  $n = 7, 14, 21, 28, 35, 42$  et  $56$ ,  $x = 11$  et  $n = 11, 22$  et  $33$ ,  $x = 13$  et  $n = 13, 26, 39$ , et  $65$ . A ceux-ci, il faut ajouter  $x = 8, x = 9, x = 17$  et  $x = 19$ . Sans doute peut-on encore imaginer que tous ces nombres dérivent de  $x = 5$  qui aurait une nouvelle fois donné les étapes intermédiaires  $x = 6$  et  $x = 7$  ainsi peut être que  $x = 4$ , qui n'a pas encore été retrouvé. L'histoire des Malvacées ressemblerait donc à celle des deux autres familles, d'autant plus qu'elle possède aussi des petits chromosomes.

Enfin chez les Tiliacées, MOUSSEL (1966) montre que le nombre de base ancestral devait être  $x = 4$ . A partir de lui se seraient formés d'abord  $x = 5$  et  $x = 3$ , puis  $x = 6, 7, 8, 9$  et  $10$ . Les chromosomes sont chez elles aussi de petites dimensions.

Sans doute est-il impossible actuellement de répondre à la question posée. Mais il est sûr que la caryologie, en confirmant les résultats des autres disciplines et particulièrement ceux de la biogéographie, montre qu'il existe entre ces quatre familles une parenté très grande et qu'en réduisant à elles seules l'ordre des Malvales celui-ci possède une homogénéité réelle et devient un groupe naturel incontestable.

### Résumé

Douze nombres chromosomiques nouveaux ont été déterminés et deux autres vérifient des résultats antérieurement publiés. Il a été reconnu que la structure nucléaire des Sterculiacées appartient au type semi-réticulé à chromocentres. La discussion des résultats obtenus, confrontés à ceux d'autres caryologistes, a conduit à proposer une nouvelle classification des types nucléaires : aux noyaux *euréticulés* peuvent être opposés les noyaux *disréticulés*; elle a permis également, en tenant compte des données déjà connues de la morphologie et de l'anatomie, d'ébaucher un schéma évolutif des Sterculiacées n'ayant certes qu'une valeur d'hypothèse provisoire.

### Summary

Twelve new chromosomes numbers were determined and two others verify results previously published. It was recognised that the nuclear structure of the Sterculiaceae belongs to the semi-reticulate type with chromocenters. The discussion of the results obtained and compared with those of other caryologists has lead to the proposal of a new classification of the nuclear types : in opposition with the *eureticulate* nuclei are placed the *disreticulate* nuclei; it has equally permitted, while keeping in mind the particulars already accepted in morphology and anatomy, the rough shaping of an evolutionary diagram of the Sterculiaceae which certainly has only a provisory hypothetical value.

### Zusammenfassung

Es wurden zwölf neue chromosomische Anzahlen festgestellt und zwei weitere bestätigen früher veröffentlichte Resultate. Man erkannte ebenfalls, dass die Kernstruktur der Sterculiaceae zu einem fast netzformigen chromozentrischem Typ gehört. Eine Besprechung dieser Resultate verglichen mit den Resultaten anderer Karyologen hat dazu geführt, eine neue Klassifizierung der Kerntypen darzustellen : den einwandfreien netzformigen Kernen (*Chromonemakernen*) können *unregelmässig netzförmige Kerne* gegenüber gestellt werden; sie hat ebenfalls erlaubt, unter Berücksichtigung der schon bekannten Angaben über Morphologie und Anatomie, ein Entwicklungsschema der Sterculiaceae zu zeichnen, welches sicherlich nur einen provisorischen Hypothesenwert besitzt.

## BIBLIOGRAPHIE

- BODARD (M.), 1959. — Propositions nouvelles sur la classification des Sterculiées, *Ann. Fac. Sc. Univ. Dakar*, 4, p. 57-60.
- , 1962. — Contribution à l'étude systématique du genre *Cola* en Afrique occidentale. *Ibid.*, 7, p. 1-182.
- BOWDEN (W. M.), 1940. — Diploidy, polyploidy and winter hardiness relationships. *Amer. J. Bot.*, 27, p. 357-371.
- CARLETTO (G. M.), 1948. — Morfologia dos cromosomas de *Theobroma leiocarpa*. *Bol. Mus. Nac. Rio-de-Janeiro*, Bot. ser., 9, p. 1-7.
- CHARDARD (R.), 1962. — Recherches sur les cellules-mères des microspores des Orchidées. Étude au microscope électronique. *Rev. cytol. et Biol. végét.*, 24, p. 1-148.
- CHEESMAN (E. E.), 1927. — Fertilization and embryogeny in *Theobroma cacao* L. *Ann. Bot.*, 41, p. 107-137.
- CRISTOBAL (C. L.), 1960. — Revisio del género *Ayenia* (Sterculiaceae). *Op. Lilloana, Tucuman*, 4, p. 1-230.
- DARLINGTON (C. D.), JANAKI AMMAL (E. K.), 1945. — Chromosome Atlas of flowering plants, Allen et Unwin édit., p. 1-397.
- DARLINGTON (C. D.) et WYLIE (A. P.), 1955. — Chromosome Atlas of flowering plants. Allen et Unwin., p. 1-519.
- DAVIE (J. H.), 1933. — Cytological studies in the Malvaceae and certain related families, *J. Genet.*, 28, p. 33-67.
- DE CANDOLLE (A. P.), 1824. *Byttneriaceae* in *Prodomus systematis naturalis regni vegetabilis*, 1, p. 481-502.
- DELAY (C.), 1946-1948. — Recherches sur la structure des noyaux quiescents chez les Phanérogames. *Rev. Cytol. et cytophysiol. végét.*, 9, p. 169-222 et 10, p. 103-228.
- DIERS (L.), 1961. — Der Anteil an Polyploidien in den Vegetations-gürteln der Westkordillere Perus. *Zeits. f. Bot.*, 49, p. 437-488.
- DOUTRELIGNE (J.), 1939. — Chromosome et nucléole dans les noyaux du type euchromocentrique. *La Cellule*, 42, p. 29-100.
- EDLIN (J. L.), 1935. — Critical revision of certain taxonomic groups of the Malvales. *New Phytol.*, 34, p. 1-20 et 122-143.
- EICHHORN (A.), 1949. — Caryologie du *Lupinus Tassilicus*. *Rev. cyt. et Biol. végét.*, 11, p. 333-350.
- EMBERGER (L.), 1960. — Les végétaux vasculaires in CHADEFAUD (M.), et EMBERGER (L.). *Traité de Botanique*, 2, fasc. 2, Masson et Cie, édit., Paris, p. 735-1539.
- ERTDMAN (G.), 1966. — Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms. Haffner Publishing Co. édit., New York. London, p. 1-553.
- FAVARGER (C.), 1946. — Recherches sur la sous-famille des Silénoidées. *Bull. Soc. Bot. Suisse*, 56, p. 365-446.
- , 1952. — Recherches sur quelques Mélastomacées d'Afrique occidentale. *Bull. Soc. Bot. Suisse*, 62, p. 5-65.
- FOUËT (M.), 1966. — Contribution à l'étude cyto-taxinomique des Malpighiacées. *Adansonia*, 6, p. 457-505.
- GAGNIEU (I.), 1948. — Hérité polysomique : travaux récents, points de vues actuels sur l'étude des Polyploïdes. *Ann. Biol.*, 24, p. 321-350.
- GAZET DU CHATELIER (G.), 1936. — Un nouveau type de noyaux interphasiques. *Bull. Soc. Bot. France*, 83, p. 81-88.

- , 1939. — Sur les particularités cytologiques des Sterculiacées. *Rev. de Cytol. et de Cytophysiol. Végét.* 4-5, p. 1-81.
- , 1940. — Recherches sur les Sterculiacées. Thèse, Doctorat ès-Sciences, Montpellier. Librairie générale de l'Enseignement édit., Paris, p. 1-105.
- GORENFLOT (R.), 1958. — La Polyploidie chez les végétaux. *Ann. Biol.* 34, p. 361-394.
- HAMEL (J. L.), 1953. — Contribution à l'étude cyto-taxinomique des Saxifragacées. *Rev. de Cytol. et de Biol. Végét.*, 14, p. 113-313.
- HARVEY (M. J.), 1966. — In Löve (A.), : IOPB Chromosome number reports. VII. *Taxon*, 15, p. 160.
- HEYN (A. N. J.), 1930. — Die Befruchtung bei *Theobroma cacao*, *Proceed. Acad. Sc. Amst.* 33, p. 553-541.
- HUTCHINSON (J.), 1959. — The Families of Flowering Plants. I. — Dicotyledons. 2<sup>e</sup> édit. Oxford University Press, édit., p. 1-610.
- KUYPER (J.), 1914. — Die Entwicklung des Weiblichen Geschlechts. — Apparats bei *Theobroma cacao*. *Rec. Trav. Bot. Neerl.*, 9, p. 37-43.
- KOSTERMANS (A. J. G. H.), 1954. — A note on some African Sterculiaceae. *Bull. Jard. Bot., État.*, 24, p. 335-338.
- LENZ (L. W.), 1950. — Chromosome numbers of some western american plants. I, *El Aliso*, 2, p. 317-318.
- MANGENOT (S.), MANGENOT (G.), 1957. — Nombres chromosomiques nouveaux chez diverses Dicotylédones d'Afrique occidentale. *Bull. Jard. Bot. État*, 27, p. 639-654.
- , 1958. — Deuxième liste de nombres chromosomiques nouveaux chez diverses Dicotylédones et Monocotylédones d'Afrique occidentale. *Ibid.*, 28, p. 315-329.
- , 1962. — Enquête sur les nombres chromosomiques dans une collection d'espèces Tropicales. *Rev. de Cytol. et Biol. végét.* 25, p. 411-447.
- MELCHIOR (H.), 1964. — A. Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien. T. II Angiospermen, *Douzième édit.*, Gebrüder Borntraeger édit., Berlin, p. 1-666.
- MIEËGE (J.), 1962. — Quatrième liste de nombres chromosomiques d'espèces d'Afrique occidentale. *Rev. Cyt. et Biol. végét.*, 24, p. 149-164.
- MILDBRAED (J.), 1928-1929. — Die Sterculiaceen Papuasiens. *Engl. Bot. Jahrb.*, 62, p. 347-367.
- MOUSSEL (B.), 1963. — Contribution à l'étude cyto-taxinomique des Myrtacées. *Mémoires du Muséum, nouv. sér. Bot.*, 16, p. 91-125.
- , 1966. — Contribution à l'étude caryotaxinomique des Tiliacées. *Bull. Mus. Paris*, 38, p. 311-327.
- NANDA (P. C.), 1962. — Chromosome numbers of some trees and shrubs. *Jour. Ind. Bot. Soc.*, 41 p. 271-277.
- NORMAND (D.) 1955. — Atlas des bois de la Côte d'Ivoire. II. Centre Techn. forestier tropical édit. p. 244.
- PAL (M.) 1964. — Chromosome numbers in some indian Angiosperms. I. *Proc. Ind. Acad. Sc.*, 60, B, p. 347-351.
- PATHAK (G. N.), SINGH (B.), TINARI (K. M.), SRIVASTAVA (A. M.), PANDE (K. K.), 1949. — *Cur. Sc.*, 18, p. 347.
- PELLEGRIN (F.), 1950. — *Sterculia* et *Cola* du Gabon. *Bull. Soc. Bot. France*, 97, p. 7-9.
- , 1950-1951. — Sterculiacées du Gabon. *Mémoires Soc. Bot. France*, p. 29-49.
- RAGHAVAN (R. S.), ARORA (C. M.), 1959. — Chromosome numbers in Indian medicinal Plant. II. *Proc. Ind. Acad. Sc.*, sér. B, 47, p. 352-358.
- RAO (L. N.), 1949. — Floral anatomy of some Sterculiaceae. *Jour. Ind. Bot. Soc.*, 28, p. 237-245.
- , 1950. — Pollen grains of Sterculiaceae. *Jour. Ind. Bot. Soc.*, 29, p. 130-137.
- , 1953. — Contribution to the embryology of Sterculiaceae. *Ibid.* 32, p. 208-238.
- RILEY (H. P.), 1948. — Haploids and autopolyploids in Introduction to genetics and cytogenetics, John Willey et Sons édit., p. 433-455.
- SCHUMANN (K.), 1895. — Sterculiaceae in : ENGLER (A.) et PRANTL (K.). Die natürlichen Pflanzenfamilien, III, 6, p. 69-99.

- SIMMONDS (M. W.), 1954. — Chromosomes behaviour in some Tropical Plants. *Heredity*, 8, p. 139-146.
- SINNOT (E.), BAILEY (I.), 1914. — Investigation on the phylogeny of the Angiosperms. The origin and dispersal of the herbaceous Angiosperms. *Ann. Bot.*, 28, p. 547-600.
- SKOVSTED (A.), 1935. — Chromosome numbers in the Malvaceae. I. *Journ. of genet.*, 31, p. 263-296.
- STEBBINS (G. L. Jr), 1947. — Types of polyploids : their classification and significance. *Adv. in genetics*, 1, p. 043-429.
- , 1950. — Variation and evolution in plants. Oxford University Press édit.
- SUGIURA (T.), 1936. — A list of chromosome numbers in angiospermous plants. II. *Proceed. imp. Acad. Jap.*, 13, p. 144.
- TAKHTAJAN (A.), 1959. — Die Evolution der Angiospermen. G. Fischer édit., Iéna, p. 1-344.
- VAN TIEGHEM (P.), 1898. — Éléments de botanique. II. Botanique spéciale, 3<sup>e</sup> édit., Masson et Cie édit., Paris, p. 1-612.
- YOUNGMAN (W.), 1931. — Studies in the Cytology of the Hibisceae II, *Ann. Bot., London*, 45, p. 49-72.

PLANCHE I

1. *Dombeya dregeana* : 1a. Noyau interphasique, 1b. Noyau prophasique; 2. *Hermannia candidans* : 2a. Noyau interphasique, 2b. Noyau prophasique; 3. *Sterculia lurida* : 3a. Noyau interphasique, 3b. Début de prophase, 3c. Fin de prophase; 4. *Rulingia parviflora* : noyau quiescent; 5. *Heritiera littoralis* : noyau interphasique.

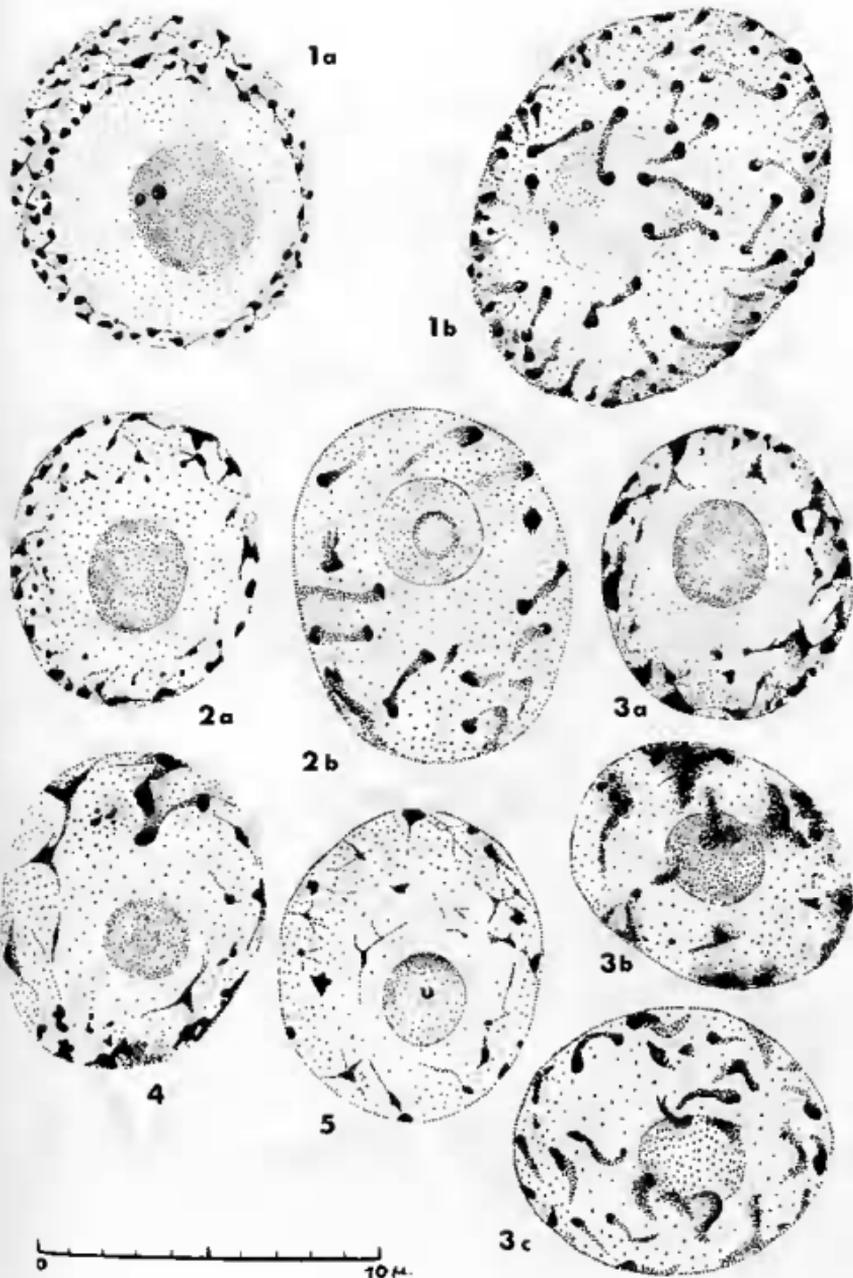


PLANCHE II

1. *Pterospermum suberifolium* : 1a. Noyau interphasique, 1b. Début de prophase, 1c. Fin de prophase; 2. *Brachychiton acerifolium* : noyau interphasique; 3. *Cola verticillata* : noyau interphasique; 4. *Dombeya dregeana* : plaque équatoriale; 5. *Dombeya natalensis* : plaque équatoriale; 6. *Hermannia candicans* : 6a. Plaque équatoriale, 6b. Caryogramme.

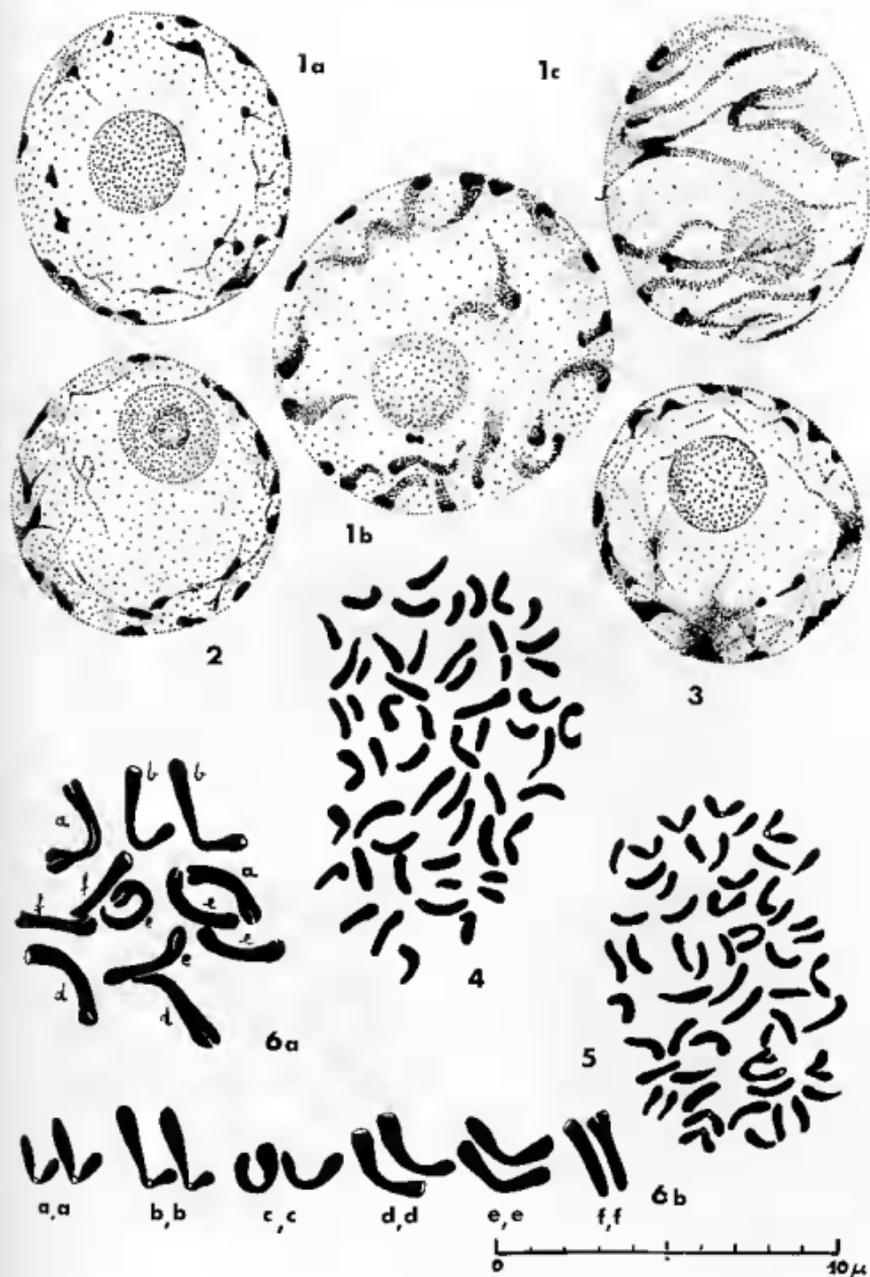


PLANCHE III. — Plaques équatoriales

1. *Pterospermum suberifolium*; 2. *Pterospermum acerifolium*; 3. *Sterculia lurida*; 4. *Sterculia discolor*; 5. *Cola verticillata*; 6. *Cola heterophylla*.



0 10μ



PLANCHE IV. — Plaques équatoriales

1. *Cola acuminata*; 2. *Cola nitida*; 3. *Heritiera littoralis*; 4. *Brachychiton acerifolium*; 5. *Brachychiton discolor*.

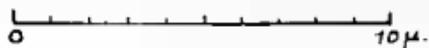
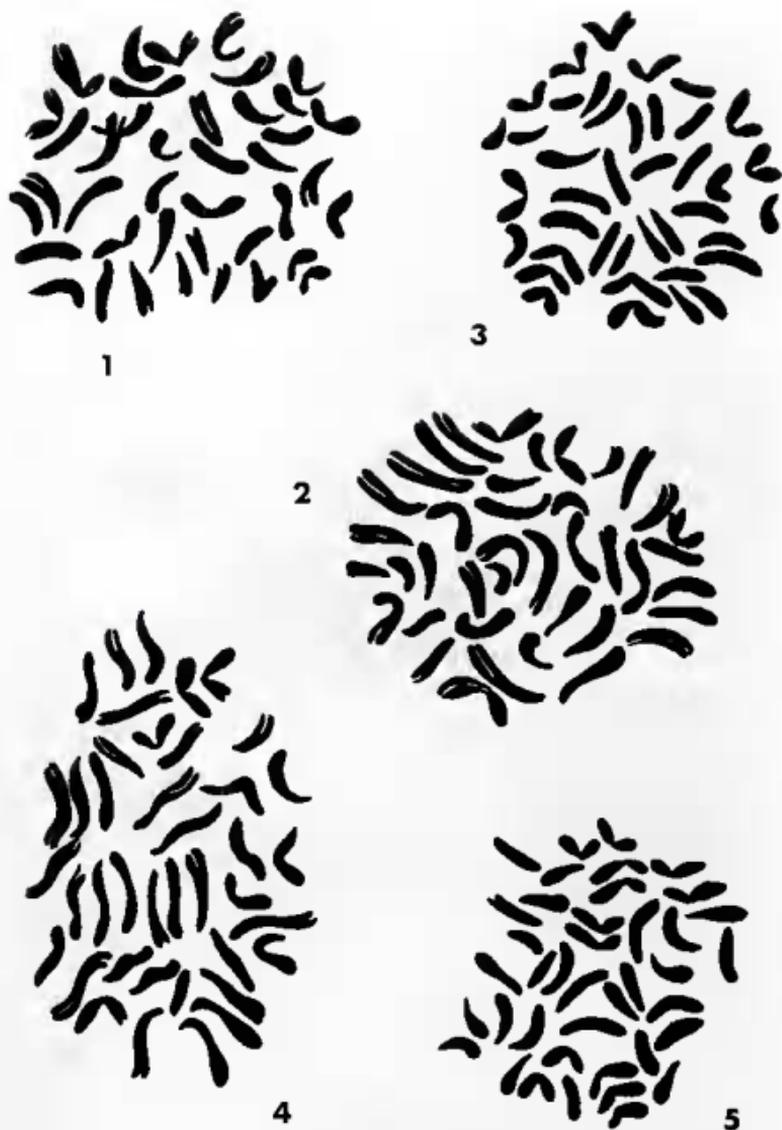


PLANCHE V. — Photographies de plaques métaphasiques

1. *Dombeya dregeana*;
2. *Hermannia candicans*;
3. *Sterculia lurida*;
4. *Brachychiton discolor*;
5. *Brachychiton acerifolium*;
- 6a. *Cola heterophylla*;
- 6b. *Cola heterophylla*.

